А. А. УХТОМСКИЙ

СОБРАНИЕ СОЧИНЕНИЙ



ЛЕНИНГРАД
1945

ПЕЧАТАЕТСЯ
ПО ПОСТАНОВЛЕНИЮ
СОВЕТА
НАРОДНЫХ КОМИССАРОВ
СОЮЗА ССР
ОТ 6 ФЕВРАЛЯ 1944 г.

★

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ЛЕНИНГРАДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
ОРДЕНА ЛЕНИНА УНИВЕРСИТЕТ

Акад. А. А. УХТОМСКИЙ

СОБРАНИЕ СОЧИНЕНИЙ

IV
ТОМ

ОЧЕРК ФИЗИОЛОГИИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

(Из общего курса физиологии в Ленинградском государственном университете)

ИЗДАТЕЛЬСТВО
ЛЕНИНГРАДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО
ОРДЕНА ЛЕНИНА УНИВЕРСИТЕТА
ЛЕНИНГРАД
1945

ПРЕДИСЛОВИЕ

Это издание возникло по инициативе университетских слушателей моего «Общего курса Физиологии», читавшегося в последние годы студентам-биологам III курса, независимо от их дальнейшей специализации на факультете. Студентам хотелось собрать и объединить свои лекционные записи, слагавшиеся в аудитории по ходу наших бесед. В основу положены материалы, читавшиеся в 1939/40 учебном году. Мое участие в редактировании текста не было равномерным в разных частях по той причине, что я не всегда располагал нужным досугом. Поэтому в нашем издании нередко можно почувствовать разнообразие стиля участников. Признаюсь, что мне и не хотелось стирать этих следов личного участия молодых людей в этой общей работе. Надо пожалеть о том, что в связи с неравномерностью моего участия в редактировании получилась некоторая неравномерность в степени прописывания отдельных пятен в общей картине, которая дается курсом в его целом и которая намечена его внутренним планом, как он был изложен в «Ученых записках» Ленинградского университета (№ 41, 1939, стр. 181). Этот Общий курс, слагавшийся в течение многих лет, имеет в виду поставить слушателей перед рядом достаточно конкретных и методологически показательных физиологических вопросов постепенно возрастающей сложности с таким расчетом, чтобы для студента получалось «восхождение от относительно простых физико-химических и механических характеристик из области гематологии и кровообращения к усложняющимся биохимическим проблемам ассимиляции и обмена, и заканчивая сложными вопросами нервной интеграции организма».

Со своей стороны, я стремился с самого начала организации этого курса «найти психологически и логически удобный путь к тому, чтобы перед аудиторией наглядно развернулись значение, характер и методология основных проблем и задач, которыми занимается современная физиология». Излагаемые материалы и у лектора, и у слушателя наматываются все на один и тот же основной стержень, постепенно восходя от механических и физико-химических элементов учения о кровообращении и дыхании к более сложным и общим проблемам метаболизма и, наконец, к сложнейшему и, вместе с тем, к конкретнейшему учению о нервной интеграции организма. Курс в целом должен представлять собою законченное и объединенное целое, как и его предмет — организм. Это достигается само собою, если соблюдаются предыдущие требования. Слушатели должны уловить и почувствовать, что единство и целостность курса есть не плод насилия абстрактной системы над живым и разнообразным материалом, но вытекают из самих фактов, как живой результат их взаимной зависимости, сообусловленности и физиологической координации» (ibid., стр. 184—186).

В настоящем издании мы даем курс не с самого начала, а, пока что, с того перелома в нем, когда из вопросов ассимиляции и общего обмена веществ возникает дидактически поучительный и удобный путь перехода к вопросам нервной интеграции организма. Учение об энергетической

*

и о материальной норме питания только что познакомило аудиторию с такою удивительною зависимостью: ничтожно малые навески некоторых материалов натуральной пищи из класса «дополнительных веществ» оказываются способными, через посредство инкреторных систем организма, вызывать несоизмеримо обширные и продолжительные последствия в организме животного. Отсюда наглядный повод к тому, чтобы направить внимание аудитории на цепь последовательных физиологических факторов и реакций: витамины внешней среды → гормоны внутреннего хозяйства организма → каталитические системы внутриклеточного обмена веществ. Одновременно ставится на очередь в своей внутренней логике физиологический вопрос об отношении между стимулом и реакцией, импульсом и возбуждением, а вместе и вопрос о способах связи и сигнализации между органами во внутреннем хозяйстве организма. На очередь становятся вопросы эволюции аппаратов «службы связи» в организме от способов сигнализации и увязки через метаболиты к способам сигнализации и увязки через нервные механизмы.

Каковы условия и последствия этих переходов в связи со значением фактора времени и с различными степенями срочности в рабочей увязке между отдельными органами?

Здесь курс в первый раз подводит слушателя к оценке фактора скорости физиологической реакции, т. е. к параметру физиологической лабильности, имеющему столь центральное значение в работе университетской физиологической школы. С этого момента мой Общий курс переходит к вопросам нервной увязки организма и с этого момента излагается он в настоящем нашем издании. Последние лекции, посвященные высшим рецепторам, я счел полезным нагрузить дополнительным материалом из курса, читавшегося мною для наших специалистов. Единство плана этим не нарушается, а некоторое отягощение деталями в конце курса может считаться естественным так же, как в самом предмете нашей науки, в животном организме, детализация и дифференцировка приборов управления возрастает по мере приближения к тем уровням головного мозга, где представлены аппараты зрения, слуха, рецепции на расстоянии и срочной интеграции целого перед лицом текущих заданий среды.

Великой проблематики И. П. Павлова в области физиологии высшей нервной деятельности, как и специальной проблематики Н. Е. Введенского о происхождении возбуждающих и тормозящих эффектов в нервных приборах, я касаюсь в Общем курсе лишь там, где это необходимо и возможно в общем изложении. Мимоходом излагать их нельзя. Поэтому в университетском преподавании им посвящены у нас специальные курсы.

Что касается первого отдела Общего курса, задача издания его будет стоять перед нами.

Приношу мою глубокую благодарность студентам, положившим большой труд по собиранию и оформлению материалов для этого издания, в особенности А. М. Кузнецову, Х. Г. Афанасьевой, А. Н. Панюковой, Н. А. Рябинской, О. А. Лопья, В. Н. Грачкову, Я. М. Ярошевскому и Э. В. Цегельницкой.

А. Ухтомский

5 марта 1941 г.

ФИЗИОЛОГИЯ НЕРВА И МЫШЦЫ

ЛЕКЦИЯ I

ГУМОРАЛЬНЫЕ И НЕРВНЫЕ АППАРАТЫ СВЯЗИ

Мы занимались в предыдущем семестре той частью физиологии, которую Б и ш а в начале XIX века назвал «физиологией растительных процессов», противопоставляя их «животным» или «анимальным» процессам. Все общее для животных и растений, — ассимиляция, газообмен и т. д., — по его мысли должно относиться к вегетативной физиологии, а все, что сверх этого, нужно относить к физиологии анимальной.

С успехами науки пропасть между животными и растениями все больше заполняется, но нервные процессы, с которыми встречаемся в этом новом разделе, — принципиально особые, небывалые у растений. Впрочем, прежде чем приступить к анимальным процессам, мы завершим прошлый раздел в дополнение к разобранному межуточному обмену. В прошлом мы разобрали те вопросы, которые являются биохимическим преддверием к учению о нервной системе. Мы пришли к понятию о раздражителе, о стимуляторе; мы видели, как ничтожное количество вещества, вроде 0,001 миллиграмма адреналина способно сообщить организму повышенный темп обмена веществ и удерживать затем этот темп надолго. Такой длительный эффект действия ничтожной дозы «раздражителя» в течение многих дней осуществляется посредством избирательного влияния введенного вещества на железы внутренней секреции. Эффект осуществляется постольку, поскольку удалось подействовать на определенную железистую систему и заставить ее усилить и поддерживать выработку гормонов. Сами же дальнейшие реакции обмена веществ, их ход и скорости зависят от работы внутриклеточных катализаторов, ферментов, стимулируемых инкретами. Своевременно введенный в организм стимулятор, например, несколько гамм витамина, находит в организме подходящую педаль, нажимая на которую он поднимает работу ферментативных внутриклеточных реакций обмена веществ и тем самым обеспечивает возбужденное состояние ткани. «Возбужденное состояние, в общем, ничем не отличается от покойного состояния, кроме относительной скорости реакций» (формула Хилла). Это справедливо, впрочем, только в общем, так как в частностях мы можем находить не только количественную разницу, но и качественные изменения обмена в тканях по мере перехода их к состоянию возбуждения. Дыхательный коэффициент убеждает в том, что с переходом к возбужденному состоянию мышечная ткань потребляет относительно больше углеводов, чем в покое.

В общем остается правильным, что «возбуждение» есть повышенное, катализированное, ускоренное использование веществ в клетках.

Как действует гуморальный раздражитель в органе?

Когда он будет индифферентен и когда активен?

Попав из железы в кровь, инкрет несется в ней, омывая все органы и клетки, но стимулирует лишь те из них, в которых найдутся сродства,

к которым инкрет может прицепиться. Найдя соответствующие рецепторы, он входит в данную клетку и переводит ее в возбужденное состояние. Итак, в момент отправления инкрета железой определенной «станции назначения» для него еще нет. Она появится постольку, поскольку инкрет найдет на местах химический доступ в клетки. Нет определенных локализированных адресатов, железа посылает инкрет «всем, всем, всем». Вот это отсутствие точного адресата является наиболее существенным отличием гуморальных связей от нервных. Нервное влияние всегда строго адресовано. Функция связи по определенным адресатам, с топографически определенной станцией назначения, отражена в самой морфологии, в самом облике нервной клетки с ее аксоном. Яркая черта ее морфологии — крайнее несоответствие размеров в длину и в толщину. Мы знаем нервные клетки, протяженность аксонов которых при микроскопической толщине достигает многих сантиметров. Итак, первая особенность нервной связи по сравнению с гуморальной — это морфологическая определенность путей сигнализации.

Второе преимущество откроется нам, если мы сравним скорости передачи нервного и гуморального влияний.

Скорости движения крови изменчивы; 500 мм в сек — это почти наибольшая скорость ее. В мелких сосудах она падает до 1,0 и до 0,5 мм в сек. Скорости прохождения нервных импульсов долго считались неизмеримыми. Задача их измерения считалась столь же невозможной, как невозможно поймать свою тень. Однако мужественные люди подошли к вопросу критически.

В 1848 г. было опубликовано сообщение Пулье о возможности измерения очень малых промежутков времени при помощи гальванометра. Для этого он догадался старинное узаконение использовать наоборот: если угловое отклонение гальванометра $\alpha = f(i, t)$ измеряет силу тока i при постоянстве t, то и наоборот, оно может служить измерению промежутков t при постоянстве i.

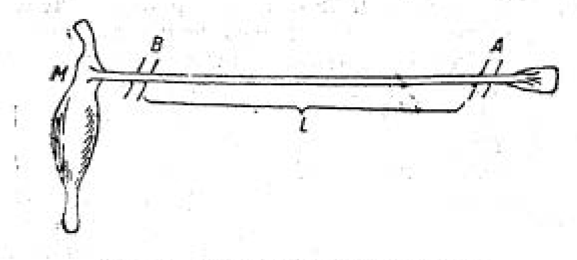


Рис. 1. Нервно-мышечный препарат.

Через полгода после доклада Пулье в Парижской Академии Гельмгольц в Кенигсберге осуществил измерение скорости проведения нервного импульса на нерве лягушки. Гельмгольц принадлежал к великой группе основателей метрической физиологии и был ее главою. Ему наука обязана построением точной физиологической оптики и акустики. От него начинается в качестве точной дисциплины и нервно-мышечная физиология, с ее изощренными методами исследования на излюбленном у физиологов препарате лягушечьего седалищного нерва с икроножной мышцей. Вслед за Гельмгольцем здесь работали Бернштейн, Германн, Введенский, заложившие начала наших знаний о природе и законах физиологического возбуждения. Гельмгольц организовал свой измерительный опыт на нерве так (рис. 1): нерв раздражается в двух точках A и B последовательно с одной и той же цепи индукционного прибора мгновенными размыкательными индукционными токами, а время от момента размыкания первичной цепи до сокращения мышцы измеряется угловыми отклонениями гальванометра под действием дополнительного гальванического тока постоянной силы, замы-

жающегося на это время. Время от момента раздражения в точке A до сокращения в M пусть будет t_1, время же от момента раздражения в точке B до сокращения в M пусть будет t_2, тогда избыток $t_1 - t_2 = \delta$ будет зависеть от длины по нерву L между точками A и B. Действительная скорость проведения нервного импульса будет $v = \frac{L}{\delta}$.

В первый раз Гельмгольц наносил раздражение в точке A. Во второй раз в точке B. Он полагал, что, если скорость проведения нервного импульса действительно не измерима, — углы отклонения и в первый и во второй раз будут одинаковы. Но раздражение в точке A давало больший угол отклонения гальванометра. По нескольким измерениям, учитывая разность отклонений, Гельмгольц установил, что скорость проведения импульса в седалищном нерве лягушки равна 27 м/сек. Это измерение стало классическим.

Для человека нельзя было создать столь точной обстановки измерения. Здесь делались повторительно измерения очень многочисленные, и результаты основывались на законе больших чисел. На лучевом и радиальном нервах человека эта измеренная скорость равнялась примерно 100 м в сек. Электроды устанавливались на локте, подмышкой или в запястье.

Из множества нервных проводников, находящихся в нервном кабеле — например в таком толстом, как седалищный нерв лягушки, или в еще более толстом, как брахиалис у человека, — мы имеем множество разнообразных нейроаксонов, из которых каждый принадлежит иному нейрону. Разные нейроаксоны имеют разные скорости. Гельмгольцевские скорости оказались статистическими средними.

Мы можем сопоставить следующие скорости передвижения вещества через кровь, с одной стороны, и типические скорости проведения нервного импульса через нервы различных сортов — с другой. Это сопоставление само по себе может ориентировать в особенностях «службы связи» через жидкие среды организма и «службы связи» через нервные сообщения.

Скорости передвижения крови от 0,5 м/сек до 0,005 м/сек.
Нервы автономной системы у лягушки от 0,8 м/сек до 1,0 м/сек.
Нервы из задних корешков спинного мозга лягушки около 10 м/сек.
Нервы двигательные и проприоцептивные у лягушки от 32 до 42 м/сек.
Нервы двигательные и проприоцептивные у собаки около 83 м/сек.
Нервы двигательные и проприоцептивные у человека до 100 м/сек.

Таким образом, скорости сигнализации между органами в порядке гуморальной связи и в порядке нервной связи по порядку величин возрастают от 0,5 м/сек до 80—100 м/сек.

Кроме того, по мере того, как связь и сигнализация через гуморальные среды замещается связями и сигнализацией через нервные пути, она становится гораздо более постоянной по условиям передачи и гораздо более определенной по адресованию на точно намеченные станции назначения. Принцип сигнализации «всем, всем, всем» заменяется принципом сигнализации определенному адресату.

«Гуморальный» сигнал это метаболит (продукт обмена веществ) клеток станции отправления. Он посылается через жидкие среды организма «всем, всем, всем». Найдет ли он на своем пути станции, которые будут на него реагировать теми или иными эффектами, это зависит от того, найдутся ли в клетках встречных станций назначения химические сродства и подходящие рецепторы для посланного издали реактива.

С возникновением нервной связи станция отправления протягивает от себя нейроаксоны, т. е. пути проведения, к станции назначения с тем, чтобы избирательно послать импульсы именно к ней ускоренным способом.

Можно было бы представить себе дело так, что нервная связь приходит на готовую уже до нее почву гуморальной увязки между органами с тем, чтобы уточнить и ускорить связи между взаимодействующими органами.

Если следовать упрощенной схеме казанского профессора А. Ф. Самойлова, то переход от гуморальной к нервной связи рисуется так, как представлено на рис. 2. Для того, чтобы стимулировать дальнюю станцию назначения *B*, станция отправления *A* в одном случае посылает к ней от себя инкрет (продукт выделения в кровь) издали через посредство жидких сред организма. В другом случае она входит в контакт со станцией назначения, протягивая к ней отросток с тем, чтобы выделить прежний инкрет непосредственно в месте соприкосновения с адресатом. Связь становится при этом, очевидно, более однозначной, избирательной и ускоренной.

Гуморальный стимулятор представляется здесь, как инкрет, служащий посредником («медиатором») сообщения между органами, будет ли он посылаться на реагирующую станцию издали, через жидкость тела, или он будет выделяться у самой реагирующей станции на конце протянутого к ней нейроаксона. И в том и в другом случае стимулятором реакции в *B* служит некоторый химический медиатор достаточно постоянного действия, т. е. производящий одну определенную реакцию в станции назначения *B*.

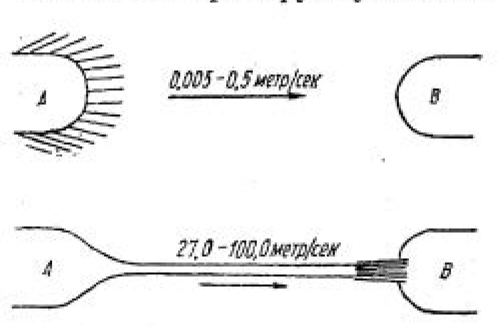


Рис. 2. Объяснение в тексте.

С изложенной точки зрения новые нервные связи приходят на прежние гуморальные увязки между органами для того, чтобы сделать их более точными и быстрыми, не изменяя качественного содержания реакций в *A* и в *B*. С нашей точки зрения весьма законна постановка вопроса, как будет перестраиваться и качественно изменяться реакция в *B* по мере изменения количественных условий передачи импульса по пути *AB*. С изменением скоростей и частот повторительной сигнализации из *A* по пути *AB* может и должна перерабатываться и сама реакция в *B*. Новое приходит, чтобы ускорить, уточнить прежнее, а вместе, чтобы трансформировать, перестроить и, может быть, существенно обуздать, ограничить во времени и затормозить его.

В дальнейшем мы увидим, как изменяется качественный состав реакции в зависимости от количественных условий стимуляции, прежде всего от изменения скоростей последней.

ЛЕКЦИЯ II

ЗНАЧЕНИЕ ОТНОСИТЕЛЬНЫХ СКОРОСТЕЙ В АППАРАТАХ СВЯЗИ

Когда мы имеем дело с гуморальными связями между органами, хорошо подходит понятие и термин «совозбуждение». Посылая от себя инкрет в окружающую жидкую среду, железа найдет отклик лишь в тех органах, которые «функционально согласны» с ней. В «функционально несогласных» органах не произойдет возбуждающего резонанса. Нервная регуляция в истории развития накладывается сверх гуморальной. Нет принципиальной разницы между этими аппаратами связи, один является продолжением другого, но темпы, скорости действия не те. Оттого там, где появляется нервная связь, взаимная сигнализация органов, их координация и способность к совокупной срочной реакции на

среду возрастают в своих скоростях. Все это наподобие того, как в стране, где царила пешеходная и гужевая связь, темпы жизни и экономический обмен прогрессивно возрастают по мере вступления в дело связи железнодорожной, телеграфной и аэропланной.

Природа нервной регуляции. «Неврос» по-гречески значит «жила». Первый, кто стал отличать собственно нервы от сухожилий, это Герофил Александрийский (натуралист конца IV века до нашей эры). Римский эклектик Гален различал нервы двигательные и чувствующие. Тем самым был дан первый предвестник учения о рефлекторной нервной деятельности.

Запомним следующие ряды синонимов:

Нервы двигательные	Нервы чувствующие
моторные	сензорные
эфферентные	афферентные
нисходящие	восходящие
центробежные	центростремительные

Периферические нервные стволы всегда (за исключением лишь самых тонких нервов) содержат в себе и двигательные и чувствующие, и секреторные, и сосудодвигательные волокна. Нервный стволик, направляющийся к скелетной мышце, содержит в себе обыкновенно около 30% волокон афферентных, способных нести сигнализации от данной мышцы к мозгу.

Старинные представления о механизме нервной сигнализации почерпались из аналогий со способами сигнализации в жилищах того времени: чтобы послать сигнал, в старинных замках дергали веревку, протянутую из одной комнаты к колоколу в другой.

Декарт утверждал, что нервы — тонкие трубки. Сигнализация происходит передвижением в этих трубках особой, очень легкой жидкости, частицы которой направляются, например, от глаза через нерв в поры мозга, а из последнего в мигающую мышцу глаза. Само возбуждение мышцы представлялось, как накопление в ней этой жидкости, которая раздувала тело мышцы; представление о возбуждении, как о переливающейся жидкости, вело к мысли, что распространение его происходило по гидродинамической схеме: в то время, как одна из мышц, например отводящая мышца глаза, возбуждается и раздувается, в нее переливается жидкость и из функционально увязанной с нею мышцы, приводящей глаз. Таким образом, дана была первая наброска ресипрокной иннервации (соотносительной иннервации антагонистов): если один мускул сокращается, другой мускул, антагонистический ему, в это время растягивается. Декарт явился, таким образом, родоначальником будущего учения о рефлекторных актах и о ресипрокных координациях в нервной системе.

Ньютон представлял себе передачу нервных импульсов посредством «некоторого тончайшего эфира, проникающего все сплошные тела и в них содержащегося», причем передача совершается «колебаниями этого эфира от внешних органов чувств мозгу и от мозга мускулам».

С того времени, когда наука и техника стали осваиваться с явлениями электрическими и электрическими токами, начались и попытки сближения нервной сигнализации с сигнализацией посредством электрических токов. Первая попытка аналогии, или даже отождествления, нервного проведения с проведением электрического тока относится к 1743 г. (Гаузен) и 1744 г. (де Соваж).

До 1850 г. существовало твердое убеждение, что скорость нервного проведения неизмеримо велика. Во всяком случае средств для ее измерения не было. В 1848 г. Пулье показал, что угловое колебание гальванометра есть функция не только от силы, но и от времени действия тока:

$\alpha = f(i, t)$. В 1849 г. Гельмгольц сделал отсюда практический вывод: если при определении силы тока мы берем $t = \text{const}$ и получаем тогда $\alpha = f(i)$, то с таким же успехом мы можем брать $i = \text{const}$ и пользоваться гальванометром для измерения очень малых промежутков времени, ибо тогда $\alpha = f(t)$. В 1850 г. Гельмгольц блестяще приложил этот метод для измерения скорости проведения в нерве.

Пусть угловые колебания гальванометра при раздражениях I и II будут соответственно h_1 и h_2. Время полного обращения стрелки гальванометра при токе, принятом за единицу, равно T. Время прохождения одного градуса равно $\frac{T}{2\pi R}$. Время прохождения одного градуса при токе I будет равно $\frac{T}{2\pi RI}$. Тогда время, отвечающее колебаниям h_1 и h_2, будет соответственно $\frac{Th_1}{2\pi RI}$ и $\frac{Th_2}{2\pi RI}$. Разность времени $\delta = \frac{T}{2\pi RI} \cdot (h_1 - h_2)$. Принимая R за единицу, приходим к формуле Гельмгольца:

$$\delta = \frac{T}{2\pi I} \cdot (h_1 - h_2).$$

Если длина участка в нерве между I и II будет L, то скорость проведения

$$v = \frac{L}{\delta} = \frac{2\pi LI}{T(h_1 - h_2)}.$$

Так как гальванометрический способ измерения скорости нервного импульса был не вполне доступен широким кругам физиологов, Гельмгольц счел нужным в 1852 г. предложить еще более наглядный способ измерения — миографический. Записав конгруентные миограммы от раздражения в I и в II, определяем расстояние между записанными конгруентами δ. Время полного обращения цилиндра T. Время t прохождения участка δ, очевидно, равно $\frac{T\delta}{2\pi R}$. Скорость проведения $v = \frac{L}{t} = \frac{2\pi LR}{T\delta}$.

Стала известна со времен Гельмгольца скорость проведения в лягушечьем *n. ischiadicus*. Она равна 27 м/сек. В скелетном нерве крупных млекопитающих она 65—100 м/сек. У них же для *n. laringeus* и *n. vagus* она значительно ниже: 8,2 м/сек. В *n. splenicus* лошади Гартен определил скорость всего в 0,5—0,6 м/сек. В скелетном нерве рыбы скорость 4—5 м/сек. У омара 6—16 м/сек. У моллюска всего 0,5 м/сек.

Ввиду того, что в одном и том же нервном стволе заключаются нервные проводники весьма различной скорости проведения, начиная с самых быстрых проприоцептивных, затем двигательных к скелетным мышцам, парасимпатических и симпатических, весьма естественно ожидать следующей зависимости, которая была констатирована Гассером с сотрудниками. Чем на большем расстоянии от пункта возникновения раздражения R мы будем наблюдать проводящийся эффект возбуждения вдоль по нерву, тем более успеют разойтись между собою импульсы, принадлежащие различным волокнам. И в то время, как вблизи от исходного пункта R суммарная амплитуда тока действия окажется очень высокою при относительной непродолжительности общего суммарного эффекта во времени, в дальнейших участках эффект будет все более расплывчатым во времени и все более снижающимся по амплитуде. Здесь не может быть речи о каком-либо «затухании» нервных импульсов, дело идет лишь об их расхождении, или «дисперсии», по мере убегания от места возникновения.

Было замечено, что, чем скорее проводит импульсы тот или иной нейроаксон, тем больше амплитуды отдельных импульсов в данном нейро-

аксоне. Поэтому в нервном стволике, содержащем в себе много нейроаксонов, расхождение импульсов (их дисперсия) по мере удаления их от места исходного раздражения будет протекать так: у самого места раздражения нерв будет давать суммарную амплитуду возбуждения всей совокупности нейроаксонов; затем, несколько отступя от места раздражения, можно заметить, что входящий в состав суммарной амплитуды компонент наибольшего размаха будет убегать вдоль по нерву из места раздражения наиболее быстро; компонент несколько более низкой амплитуды побежит с некоторым отставанием; далее, все более и более отставая, побегут импульсы все меньших и меньших амплитуд.

Мы видели уже, что в нервный ствол того или иного анатомического наименования входят пачки нейроаксонов различных нейронов и различного функционального назначения. Когда мы раздражаем нервный ствол в целом в определенном пункте, раздражаются сразу и двигательные и чувствующие, и сосудодвигательные, и парасимпатические, и симпатические нейроаксоны. У самого места раздражения они возбуждаются одновременно. Но тотчас же за сим в том нейроаксоне, где скорость проведения наибольшая и амплитуда возбуждения наибольшая, импульс будет убегать из места своего возникновения, тогда как в прочих нейроаксонах импульсы будут отставать от передового тем больше, чем медленнее их проведение и чем ниже их частные амплитуды. Двигательные и проприоцептивные нейроаксоны понесут импульсы с наибольшей скоростью, парасимпатические и симпатические будут более и более отставать от них.

Прямая зависимость между толщиной нейроаксона и скоростью проведения нервного импульса по нему имеет, повидимому, силу и для разветвлений нейроаксона. Поэтому там, где нейроаксон начинает распадаться на коллатерали и конечные веточки, должна происходить и дисперсия во времени последовательных сигналов, добегающих до станции назначения в виде группы импульсов, в то время как до распадения единого нейроаксона на отдельные веточки по нему проходила всего лишь одна одиночная волна возбуждения. Очень важно усвоить значение этого механизма в конечных разветвлениях отростков, выносящих волну возбуждения из нейрона: по поводу каждого отдельного импульса, отправляемого по нейроаксону, в ветвлениях последнего возникают производные импульсы различной скорости проведения соответственно различной толщине отдельных ветвей. Эти производные импульсы вследствие различной скорости их проведения будут достигать окончаний нейроаксона с различной степенью запаздывания, и станция назначения, к которой импульсы направляются, будет получать по поводу каждой отдельной волны в нейроаксоне множественные совокупности импульсов, закономерно расставленных во времени соответственно тем морфологическим отношениям между концевыми разветвлениями, которые успели сложиться в данный момент в нейроаксоне.

ЛЕКЦИЯ III

МОДЕЛИ НЕРВНОЙ СИГНАЛИЗАЦИИ

О Гарвее мы говорили, что он велик инициативою применения количественного метода к вопросам физиологии. Гарвей потребовал количественной проверки и критики для качественно правдоподобной гипотезы.

Отдел нервно-мышечной физиологии замечателен тем, что в нем по преимуществу разработан и применяется количественный метод. (Кроме него столь же точным метрическим характером отличаются лишь последние отделы: физиологическая оптика и акустика, ставшие на $^3/_4$ физи-

ческими.) Благодаря Гельмгольцу и его ученикам, измерения достигли здесь высокого совершенства.

После измерений скорости проведения нервного импульса встал вопрос о природе этого проведения. Мы остановились на том этапе, когда наука предположила, что природа нервного проведения — электрическая.

Но тут возникал такой вопрос: если нерв является проводником электрических влияний, то где изоляция? Ведь переброски импульсов с одного нервного волокна на другое не должно быть, если вспомним, что в одном и том же скелетном нервном пучке идут волокна к различным частям мышцы и даже к различным органам. Затем, при электрической природе возбуждения скорости его передачи должны были бы быть почти мгновенными. После точного измерения оказалось, что скорости эти относительно малы, что передача просто медленна сравнительно со скоростями проведения электрического тока в физических проводниках.

Еще Гельмгольц и Бернштейн установили, что импульс возбуждения в нерве развивается во времени по типу волны, т. е. он растет от некоторого нуля до максимума, затем опять спадает до нуля. Значит, нервный процесс — не сплошной поток в проводнике. Это ряды волн, которые с относительно небольшой скоростью, последовательно посылаются от центра в качестве срочных сигналов к стимулируемому органу.

Как же представить себе механизм такого процесса? Обратимся к моделям. Не нужно недооценивать значения модели. Постройка модели физиологического явления всегда играла большую роль в истории нашей науки; нельзя ругать модель за то, что через нее иногда искажают истину, как нельзя ругать топор за то, что поранишь им руку.

Впервые модель нервного возбуждения построил Маттеуччи. Он был из тех, по-своему очень ценных, лабораторных работников, которые копаются с утра до вечера в лаборатории в порядке полуинстинктивных, полудетских проб и таким путем могут набрести на неожиданные важные новости. Так, в 1863 г. Маттеуччи осуществил физическую модель, в которой электрический сигнал приобретал характер волны и имел приблизительно те скорости передачи, которые присущи нерву. Пористый материал, пропитанный электролитом, охватывал платиновую проволоку на всем протяжении модели. Соединяя с гальванометром пористую оболочку и металлический сердечник, можем наблюдать постоянное отклонение стрелки, свидетельствующее о наличии постоянного тока от продольной поверхности к поперечному сечению, как это имеет место и в нерве. Раздражая модель электрическим током в одном конце, вдали от места отведения модели к гальванометру, замечаем через некоторое время сигнал в гальванометре, свидетельствующий о возникновении электрической волны, относительно медленно проводящейся от места раздражения к месту отведения к гальванометру. В том месте, где пористая оболочка будет нарушена, передача такой электрической волны становится невозможною.

Второй этап для развития всякой модели — найти в организме аналогичные условия и аналогичные конструктивные элементы. И только с третьего этапа начинается точное физиологическое исследование, опирающееся на детальное сравнение модели и физиологической реальности.

Новый шаг в этом направлении сделал Германн (Кенигсберг). Он усовершенствовал этот «кернлейтер» («проводник с сердечником») (рис. 3). По существу это та же система, как и в модели Маттеуччи, здесь проводник первого рода окружен оболочкой из проводника второго рода. Более удобное устройство в модели Германна дало возможность показать, что нанесение раздражения дает волну в обе стороны. Это

сходилось с законом Дюбуа-Реймона о двустороннем проведении возбуждения в нерве и мышце.

Если один провод гальванометра приключить к электроду, другой к сердечнику, то получим постоянный ток, направленный от электрода к сердечнику. Это оказалось аналогичным тому случаю, когда приключением гальванометра одним концом к поверхности нерва, другим — к его сечению, тоже получают постоянный ток — «ток покоя» Дюбуа-Реймона, или, как его теперь зовут, «ток повреждения». Модель показала, что в определенных ее местах возникает энергия электрического напряжения, как и в нервном стволе. Поверхность соприкосновения платины с электролитом — вот место, где возможна адсорбция определенных ионов, т. е. возможно возникновение поляризационного потенциала. Если через участок модели пропустить постоянный ток, то в области анода в оболочке будут накопляться положительные заряды, в области катода — отрицательные.

Иными словами, в области анода будет возрастать тот потенциал между оболочкой и сердечником, который имел здесь место в покое. В месте же катода имевшийся в покое потенциал будет убывать вследствие алгебраического суммирования зарядов, которые имели здесь место, и зарядов, которые приходят вновь. Если «раздражающий ток» достаточно силен, возбуждаемое им интраполярное перераспределение ионов будет сказываться и экстраполярно в обе стороны от места «раздражения». Эти экстраполярные влияния распространяются вдоль по модели в виде волны, алгебраически суммирующейся с «токами покоя» на концах модели.

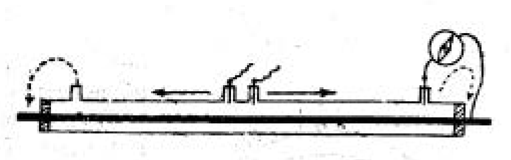


Рис. 3. Объяснение в тексте.

Модель Германна ставит вопрос о наличии в физиологическом проводнике:

1) постоянных условий для поляризации,

2) условий для перераспределения зарядов при действии постороннего тока,

3) двустороннего проведения волны возбуждения.

Эти отношения на модели во многом совпадают с тем, что получено на нерве и мышце. Некоторые факты для нервов были предсказаны по этой модели. Эта модель показала, что должен быть потенциал на границе различных фаз; что должна иметь место поляризация; должна в возбудимой системе существовать гетерогенная структура, содержащая в себе вещества различного химического состава и физического состояния, на поверхности соприкосновения которых возникают разности потенциалов.

Впрочем, если бы нервный проводник был вполне аналогичен германновской модели, он непременно работал бы по принципу декремента, т. е. величина волны возбуждения от места наибольшего сгущения зарядов должна была бы постепенно затухать в обе стороны. Возбуждение распространялось бы, как тепло. «Модель кернлейтера Германна проводит по принципам распространения тепла» (Кремер, 1929), значит нервное проведение в организме должно бы осуществляться по принципам термодинамики. Это не соответствует действительности.

Модель Германна не могла поэтому удовлетворить физиологов:

1) прежде всего нервные проводники работают без декремента, т. е. затухания возникшего импульса там не происходит. Значит, по мере проведения по нерву, кроме начального потенциала, возникают все новые дополнительные порции энергии;

2) нет никаких данных считать, что возбуждение распространяется по правилам термодинамики, т. е. переходит от области большего напряжения к меньшему. Возбуждение получает для себя питание в местных источниках энергии, по мере своего распространения, очевидно, из химических процессов метаболизма на местах.

Так, в XX веке возникла задача: дать такую новую модель, в которой отражались бы обе основные стороны возбуждения — и физическая поляризация и химические реакции.

Здесь замечательны работы в школе Бредига (Германия), исходящие из основ физической и коллоидной химии, т. е. химии гетерогенных сред по преимуществу.

Почему оцинкованный железный таз не ржавеет, но однажды начав ржаветь от царапины, подвергается дальнейшему ржавению гораздо быстрее, чем если бы цинка на железе не было? Фактически цинк здесь в присутствии железа способствует ржавению последнего, создает своим присутствием микроэлемент электрического напряжения, который катализирует ржавение током, направленным от «более благородного» металла к «менее благородному», т. е. более легко растворяющемуся.

По этой мысли ученик Бредига, Лиллй, построил модель нерва. (Опять модель! Опять мы можем у нее многому учиться, постигать на ней аналогии, разъясняющие явления, но при этом оберегаться от отождествления.)

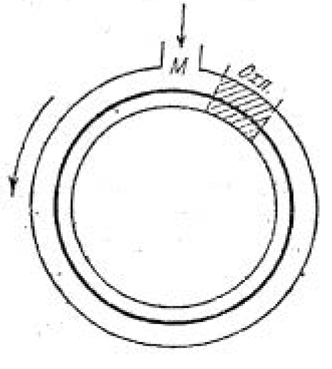


Рис. 4. Объяснение в тексте.

Если взять крепкую азотную кислоту в качестве оболочки вокруг стального проводника, то, бурное вначале, газообразование скоро прекратится. Корочкой индиферентных окислов на стали реакция сама остановит себя. Но если мы после этого оцарапаем пленку окислов в одном месте, то реакция возобновится у царапины и пойдет от этого места волной вправо и влево, т. е. короткими последовательно передвигающимися вспышками будет занимать все новое и новое место вдоль по сердечнику. Корочкой окислов реакция все вновь и вновь будет ликвидировать самоё себя, но прежде чем ликвидироваться на месте, она дает ток, достаточный для того, чтобы разбить окисел MR на следующем участке на его компоненты M + R.

Ток, как бы краток он ни был, успеет разбить на соседнем участке стали корочку окислов, и реакция будет передвигаться на новые места, распространяясь все дальше и дальше без декремента с помощью этого «пульсирующего катализа». Распространение в модели Лиллй подчиняется не законам проведения тепла, но законам телеграфии, с ее дополнительными источниками энергии на местах в виде добавочных станций на путях. Фактором распространения возбуждения служит разность потенциалов между «возбужденным» и «покоящимся» местом. Можно сказать, что возбуждение само себя распространяет, как и само себя заканчивает по мере образования корочки на местах.

Впоследствии Лиллй поставил целью проверить, есть ли вообще затухание в этом «пульсирующем катализе», т. е. построить модель для проверки хода волны на протяжение десятков километров. Он осуществил это на кольцевой модели (рис. 4). Стальной сердечник, окруженный азотной кислотой, имел форму кольца. Оцарапав корочку окислов в одном месте, например, в *M*, Лиллй создал распространяющуюся волну, но заставил ее итти только в одном направлении, так как с другой стороны цара-

пины он пресек волну местным охлаждением. Охлаждение временно блокирует проведение в этих моделях, как и в нервах. Заставив, таким образом, волну итти в одном направлении, он получил одностороннее движение пульсирующего катализа, которое продолжалось затем без затухания на протяжении многих километров.

ЛЕКЦИЯ IV

ПРИРОДА НЕРВНОГО ИМПУЛЬСА

Волна в модели Л и л л и зависит от обратимой реакции между металлом и кислотой $M + R \rightleftarrows MR$, причем электрическое напряжение в месте взаимодействия M и R оказывается достаточным для того, чтобы соответствующий ток на соседних местах привел к диссоциации продукта MR и тем самым возобновил здесь реакцию. Важно при этом, что только-что нововобразованная корочка MR прочнее, чем успевшая полежать. Вследствие этого, однажды двинувшаяся волна идет односторонне до конца модели.

В обосновании правила «все или ничего» модель Л и л л и играла большую роль. Из эмпирического правила оно превратилось в «закон»; стали думать, что сама конструкция нерва обусловливает такое поведение, когда активность может или развивать «все» или падать до «ничего» и никак не может остановиться где-то посредине. Но в этом и вред, принесенный моделью: она способствовала догматизации этого принципа «все или ничего».

Когда на этой проводящей модели установили существенное значение гетерогенности проводника, значение поверхности раздела между фазами, то стали искать таких поверхностей в нервном проводнике. Предположили сначала, что эта поверхность существует между нервом и его мякотной оболочкой. Но тогда, где же она в безмякотных нервах? Стали искать гетерогенности в самом нейроаксоне. При ультрамикроскопическом исследовании, однако, он оказался гомогенным. Однако, по данным П е т е р ф и, однороден только живой нейроаксон, находящийся в полном покое. При возбуждении в нем появляются структурные образования (продольные сцепления в направлении нейрофибриллей). То, что на препаратах нейроаксон всегда имеет фибриллярную структуру, гетерогенность, свидетельствует, что нерв умирает не иначе, как проходя через стадию возбуждения. Смерть от возбуждения отличается только обратимостью. Смерть есть возбуждение, ставшее необратимым.

Местные токи повреждения, или демаркационные токи, осуществляемые на схеме Л и л л и, позволяют думать, что «ток действия» и «ток покоя» не отличаются родовым образом друг от друга. То и другое — альтерация. Только при токе действия место альтерации все время движется, как подвижный гальванический элемент; при токе покоя реакция идет вяло, не может прекратиться своими продуктами и продолжается, пока еще есть металл и кислота.

Чем определяется скорость распространения волны возбуждения в модели Л и л л и? Волна — этот подвижный, бегущий гальванический элемент — развивает токи определенной силы. Скорость движения элемента, т. е. скорость разбивания соседней корочки, будет зависеть от расстояния S, на котором силовые линии, развиваемые элементом вдоль по модели, еще способны производить диссоциацию корочки M; затем от времени t, в течение которого местное напряжение в элементе нарастает до максимума, и от силы тока i, которая развивается элементом. При прочих равных условиях сила тока в модели Л и л л и зависит от потенциала на поверхности соприкосновения металла и кислоты, а именно: он про-

порционален активной площади соприкосновения металла и кислоты, т. е. поперечнику проволоки Q. Итак мы будем иметь

$$v = k\frac{S}{t} = k_1\frac{i}{t}$$

или, наконец,

$$v = k\frac{Q}{dt} \qquad \text{(формула Лапика).}$$

Так, модель натолкнула на формулу Лапика для нерва: чем толще нерв, тем скорее он должен проводить (самые толстые волокна в проприоцептивном нерве, где и самая большая скорость проведения). Речь идет о каждом отдельном волокне в нервном пучке: по правилу Гассера, в разных волокнах нервного пучка скорости разные и пропорциональные их толщине.

Сейчас нам ясен смысл и формулы Шефера: $v \cdot dt = \text{const}$, где v — скорость распространения волны, а dt — скорость нарастания потенциала тока действия. Мы видим опять закон гиперболы (рис. 5). Итак, скорость распространения нервного сигнала является прямой функцией от скорости нарастания потенциала на месте. Особенно важно, что модель подчеркивает физико-химическую природу нервной волны. Значит — должны быть и тепловые признаки возбуждения в нерве. (Их искал еще Гельмгольц — и не нашел; искал тонко, с помощью термостолбиков Гейденгайн — и тоже не нашел; искали еще многие; в 1912 г. искал Хилл — и тоже не нашел.)

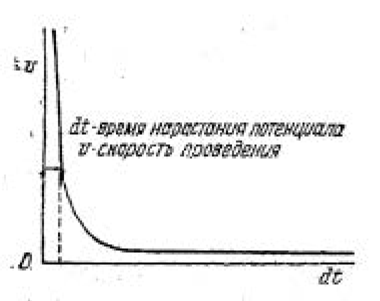


Рис. 5. Объяснение в тексте.

До 1926 г. тепловых признаков, подтверждающих присутствие химических сопроводителей нервной реакции, найти не могли. Это раскололо науку на два лагеря — на сторонников чисто физической теории и сторонников собственно химической теории нервного проведения (подобно тому, как в отношении сердца ученые раскололись в свое время на миогенистов и неврогенистов). Наконец, в 1926 г. переворот в вопросе произвел коллектив английских ученых: Хилл (физиолог), Доунинг (техник-физик), Джерард (физиолог), которые доложили на Стокгольмском съезде физиологов, что измерить теплообразование нервной реакции, наконец, удалось. На один грамм нерва на одну волну возбуждения они получили: 1) начальное теплообразование $= 1{,}0 \cdot 10^{-7}$ cal; 2) «задержанное» теплообразование $= 8{,}5 \cdot 10^{-7}$ cal.

Начальное теплообразование развивается мгновенно вместе с волной возбуждения. Вторая, «задержанная», порция тепла может быть фактически растянута и отставлена во времени от первой мгновенной порции.

Все факторы, угнетающие химические реакции в нерве (холод, асфиксия, углекислота, наркотики), будут угнетать в особенности вторую порцию теплообразования отдельно от начального теплообразования. Эти данные говорят о различной природе этих двух порций тепла.

Первая — зависит преимущественно от физического концентрационного процесса начальной передвижки ионов в нерве.

Вторая — результат собственно химических реакций.

Отставление этой порции показывает, что химическая деятельность при некоторых условиях может отсутствовать, и нерв превращается тогда в чисто физический агент.

«Химическая деятельность нерва вовсе не необходима для отдельного импульса или даже для рядов импульсов, она необходима для того, чтобы поддержать долговременную архитектуру». Реконструкция архитектуры, возобновление коллоидных образований, необходимое для того, чтобы вновь и вновь обеспечивать активные поверхности раздела для возобновления потенциалов, — вот роль химического в нервном проводнике.

Физическое (т. е. поляризационный процесс) рассчитано на чрезвычайно срочную работу по образованию и отдаче потенциалов «тока действия». Графически оно соответствует в американской номенклатуре понятию «спайк» (spike — т. е. зазубрина) (рис. 6). Отдельный нервный импульс похож на комету, у которой начальный физический spike играет роль «головы»; за ним следует «хвост» — «тайль» (tail), т. е. низковольтная, растянутая часть, которая может и отсутствовать, например, при асфиксии и наркозе. Эффект, соответствующий этой второй, растянутой записи, и производится химическими реакциями, которые направлены на восстановление архитектуры. Они — не срочны; их может довольно долго совсем не быть, тогда как нерв продолжает проводить импульсы (spike'и).

Вопрос о температурном коэффициенте нервных процессов (коэффициент Вант-Гоффа) принципиально важен, ибо для решения вопроса о том, какова природа процесса — физическая или химическая, — достаточно установить, каков этот термический коэффициент, т. е. во сколько раз ускоряется реакция в нерве в зависимости от температуры. Для физических процессов типический коэффициент Вант-Гоффа $Q_{10} = 1,2$. Для химических процессов $Q_{10} = 3,4$, т. е. повышение температуры среды значительно более ускоряет химические процессы, чем физические.

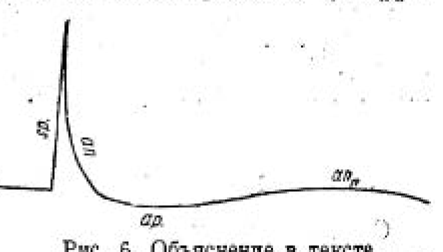


Рис. 6. Объяснение в тексте.

При определении этого коэффициента для нерва различные крупные экспериментаторы получали чрезвычайно различные данные. Бремзер правильно рассудил, что эта разница получалась у авторов не из-за недостатка точности работы, а из-за изменчивости самого температурного коэффициента в нерве при разных условиях. Поэтому он начал изучать закономерности этого изменения.

В области низких температур оказалось, что Q_{10} высок, и нерв все более почерпает энергию из химических реакций, т. е. метаболическая работа нерва встает на первый план; это дает коэффициенты Q_{10} близкие к 3,2 или 3,4, т. е. близкие к термическому коэффициенту химических процессов. В нормальных и несколько повышенных температурах среды на первый план в нерве выступают физические процессы, и тогда $Q_{10} = 1,2$ — 1,3.

Еще на электрических рыбах было замечено, что слабые разряды сопровождаются заметным теплообразованием в электрическом органе; но очень сильные разряды сопровождаются уже охлаждением органа. Какие процессы поглощают здесь тепло? Бернштейн объяснил, что большие или меньшие электрические эффекты получаются в органе за счет того, насколько быстро происходят концентрационные изменения (передвижка ионов). Тепло ускоряет их, эти концентрационные сдвиги. Тогда тепло используется на электрический эффект.

Так может быть отчасти и в нерве: ничтожность теплового эффекта объясняется, может быть, и тем, что тепло здесь, как и во всякой концентра-

ционной цепи, может быть использовано на поддержание электрического эффекта.

На этом мы заканчиваем рассмотрение невроаксона и переходим к изучению возбуждения в мышце.

Измерение эффекта возбуждения мышцы. Возможны два типа экспериментальных режимов для изучения возбуждения в мышце:

1) изотонический режим: возбуждение мышцы измеряется при одинаковых условиях напряжения по изменяющейся длине (мышце дается возможность свободно сокращаться);

2) изометрический режим: при постоянной длине (мышца закрепляется) изменяться может только напряжение (Фик).

В ответ на максимальный индукционный удар одиночное сокращение для данной мышцы, пока она не утомлена, всегда постоянно по величине и длится, например, в икроножной мышце лягушки 0,1 сек (по Гельмгольцу). Если интервал между отдельными сокращениями постепенно уменьшать, то будет происходить суперпозиция сокращений по теореме Гельмгольца: «мышца развивает эффект отдельного сокращения в себе по одному и тому же закону, независимо от того, отправляется ли она от состояния покоя или от той или иной степени предыдущего сокращения» (т. е. происходит геометрическое суммирование площадей сокращения). Площади для каждого отдельного сокращения остаются неизменными, пока мышца не утомлена.

ЛЕКЦИЯ V

ВЛИЯНИЕ НЕРВНЫХ ИМПУЛЬСОВ НА МЫШЦЫ

Очень важен вопрос о способах экспериментального раздражения мышцы и нерва. Исторически физиологи шли от постоянного тока. Вскоре после открытия Фарадея избранным раздражителем стал индукционный удар. Эта форма раздражения дает наиболее постоянный результат. Характер возбуждения остается одинаковым в течение многих часов, что важно в аналитическом отношении. Кроме того, сам индукционный удар чрезвычайно краток. До этого — пока пользовались гальваническим током — постоянных результатов почти не получалось. Только после того, как выработали новые упрощенные способы раздражения — индукционными токами, — «ретроспективно» разобрались, почему постоянный ток так капризен по результатам раздражающего действия: протекая по ткани в одну сторону, он не только возбуждает, но и изменяет субстрат — сдвигает в нем вещество своим течением в одну сторону.

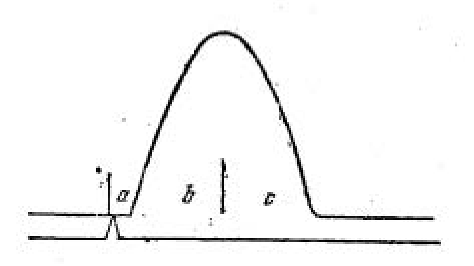


Рис. 7. Объяснение в тексте.

Размыкательный индукционный ток и до сих пор является наиболее кратким раздражителем. Гельмгольц, отправляясь от индукционного тока, установил, что для данного сорта мышц величина скрытого периода, предшествующего сокращению, постоянна (если, конечно, раздражение дается в одну и ту же точку нерва, т. е. на одинаковом расстоянии от мышцы). Для икроножной мышцы лягушки этот предварительный период между моментом раздражения и началом видимого возбуждения равен 0,01 сек. Этот интервал показывает, что в ткани идет предваритель-

ный скрытый процесс, затем вызывающий явный эффект возбуждения (см. рис. 7).

Этот интервал называется латентным (скрытым) периодом возбуждения (*a*). На этот период приходится и ток действия в мышце.

Достаточно постоянен также интервал времени от начала до кризиса видимого эффекта (*b*); менее постоянно время для второй ниспадающей части видимого эффекта (*c*). При продолжении опыта это время протекания нисходящей части эффекта вскоре начнет увеличиваться, т. е. возвращение тканей в покойное состояние все более замедляется. Появляются остаточные, контрактурные сокращения. Нормальный интервал возбуждения в целом равен 0,11 сек.

Если наносить раздражение ближе, чем в 0,11 сек, то последующий эффект будет накладываться на предыдущий, как на нулевой уровень. На этой основе Гельмгольц и формулировал свой принцип суперпозиции, геометрического наложения отдельных сокращений друг на друга с простым суммированием сокращений в тетанус. Согласно теории суперпозиции тетанус дает такие высоты сокращения, которые отвечают сумме одиночных сокращений. Величина тетануса линейно зависит от частоты импульсов: она пропорциональна частоте импульсов. В жизни одиночные сокращения очень редки, обычно имеем тетанусы, т. е. «продукты суперпозиции в ответ на последовательные импульсы». Как доказать, что то или другое сокращение является тетанусом? Для этого надо констатировать ритм импульсов, доказать, что импульс в мышце не один. По каким признакам можно судить о множественности импульсов, если отдельных зубцов не заметно и внешний вид тетануса не отличим от тонуса? Впервые врач Уоллестон установил наличие «мышечного тона» (мешающего врачам при прослушивании). Его можно услышать и невооруженным ухом, особенно при напрягании мышц, так как при усилении импульсов сила тона возрастает. Кронекер и Стэнли Холл в лаборатории Дюбуа-Реймона наблюдали ритм дрожания мышцы при тетанусе и показали, что частота его может отличаться от частоты прилагаемого ритмического раздражения, что есть «собственный ритм» для мышцы и для нерва. Вскоре в лаборатории Дюбуа-Реймона Н. Е. Введенский сделал чрезвычайно важное открытие: ритм возбуждений нерва и частоты его можно удобно улавливать телефоном. Для мышцы это сделать еще легче. Значит, чтобы убедиться, что данное сокращение мышцы не одиночное, а тетаническое, нужно услышать тон соответствующей мышцы.

Необходимо отметить кроме одиночного сокращения и тетануса еще иные типы сокращения, наблюдающиеся в мышцах.

Контрактуры — это остаточные сокращения, которые продолжаются после тетанусов в мышце, хотя импульсов более уже нет.

Тонические сокращения — не имеют ничего общего с тетанусом, развиваются без суперпозиции путем слияния эффектов от очень слабых и очень редких раздражений нерва при условии совершенного сохранения кровоснабжения и тепла в мышце.

Патологические — появляются перед вырождением мышцы; мышца переживает длительное состояние сокращения, вроде контрактуры, при отравлении некоторыми ядами и перед наступлением дегенеративных явлений.

Братья Вебер, Гельмгольц, Фик и Гейденгайн — родоначальники изометрического метода изучения процесса возбуждения в мышцах, когда оно измеряется не величинами сокращения, а величинами напряжения. Мышца при этом лишена возможности

изменять свою длину при напряжении, т. е. не расходует своего напряжения на работу.

Как может это получаться, что при натуральном тетаническом возбуждении наших мышц мы не замечаем отдельных механических колебаний в то время, как электрические колебания, соответствующие отдельным импульсам возбуждения, оказываются легко уловимыми?

Дело в том, что интервалы времени, требующиеся для протекания отдельного тока действия, т. е. отдельного электрического возбуждения мышцы, во много раз меньше, чем интервалы времени, требующиеся для протекания отдельного сокращения, т. е. отдельного механического возбуждения. Если, например, продолжительность отдельного тока действия в мышце будет 0,003 сек, а продолжительность соответственно отдельного сокращения 0,1 сек, то еще при трехстах импульсах в секунду все триста токов действия будут протекать с вполне отчетливой раздельностью, тогда как уже при сорока импульсах в секунду механическое сокращение будет почти совершенно слитным тетанусом. Обычный нормальный ритм нервных импульсов в скелетных мышцах человека 30—50 в сек.

Принцип суперпозиции говорит о том, что общая площадь тетануса является результатом суммирования площадей соответствующих отдельных сокращений, т. е. площадь тетануса пропорциональна числу отдельных сокращений, входящих в него. Здесь мы имеем теоретическое упрощение вопроса. Обычно п р о п о р ц и о н а л ь н о с т и н е т. Например, при увеличении силы или частоты раздражения может происходить постепенное уменьшение и, наконец, затухание сокращения; при еще дальнейшем усилении раздражения сокращение снова может доходить до некоторого максимума, а в дальнейшем опять падать до нуля. Н. Е. В в е д е н с к и й назвал эти явления о п т и м у м о м и п е с с и м у м о м ч а с т о т ы и с и л ы раздражения для развития тетануса.

Здесь нам открывается важная зависимость между шкалой величины раздражения (т. е. силой и частотой индукционных ударов) и качеством и величиной эффекта возбуждения мышцы.

Рассмотрим эту зависимость более подробно в связи с недавно открытыми явлениями Б р и с к о. Эта исследовательница показала, что не всякое напряжение мышцы является тетанусом. В области очень слабых припороговых раздражений нерва получаются очень слабые сокращения мышцы, длящиеся сравнительно очень долго (до 0,5 сек). При усилении и учащении раздражения от 2—5 ударов в секунду до 30 в секунду происходит возрастание эффекта, причем отдельные эффекты как бы сплавляются друг с другом, не давая суперпозиции, т. е. величина общего сокращения не является суммой, пропорциональной числу и величине отдельных сокращений. Длительное неколебательное сокращение мышцы, получающееся при этом, соответствует реакции т о н у с а.

Таким образом, описанный Б р и с к о тип напряжения (тонус), во-первых, является продуктом не суперпозиции, но совершенного слияния отдельных сокращений, во-вторых, сократительный эффект его не велик по силе, хотя устойчив и длителен. Несколько усиливая импульсы и учащая их, на шкале сверх 30 в секунду находим, что прежний эффект падает, угнетается. Однако, если еще увеличивать раздражение, усиливая и учащая его, мы входим в новый район возрастающих сокращений и, на этот раз, уже типично т е т а н и ч е с к и х, отвечающих эффектам Г е л ь м г о л ь ц а.

Таким образом, на шкале переменных частот и сил раздражения мы имеем в мышце два оптимума. П е р в ы й — при относительно небольших расстояниях вторичной катушки индукционного аппарата от первичной,

т. е. при достаточной, но все-таки умеренной силе раздражения и при не слишком высоких частотах, примерно 100—200 импульсов в секунду, — мы имеем суперпозирующий Гельмгольцевский тетанус. Второй оптимум находим на очень низких частотах и при силах раздражения в 10—12 раз слабее тех, которые впервые ощущаются на язык при приложении к нему электродов. Здесь оптимум связан с возникновением длительного, несуперпозирующего, сплавленного эффекта небольшой силы, способного, впрочем, без утомления поддерживать очень долго небольшой груз. Этот эффект дает мышечный тонус, удобный для статического поддержания в равновесии тяжести тела. Его оптимальный ритм есть ритм и режим работы, нужный для поддержания позы. Нервные центры посылают здесь обычно 10—12, не более 30 импульсов в секунду. Учащение импульсов расслабляет тонус, ведет к его торможению, его пессимуму. Дальнейшее увеличение частоты и силы, затормаживая тонус, приведет уже к тетанусу — резкому быстрому нарастанию эффекта, легко развивающему утомление. Здесь практическая неутомляемость может быть достигнута некоторым новым приемом: уже не тем, что мал ритм импульсов, но тем, что будет установлен подходящий темп отдельных тетанусов, т. е. групп импульсов, — ритм чередующихся тетанусов. В области первого оптимума мы имеем в мышце установку на неутомимое поддержание позы тела. В области второго оптимума — установка, удобная для неутомимого поддержания некоторого однообразного темпа работы, например, для шага.

Между оптимумом тонуса и тетануса мы видим особый район — неблагоприятный ни для тонуса (так как импульсы настолько часты, что уже тормозят его), ни для тетануса (импульсы еще слишком редки и слабы для того, чтобы происходила суперпозиция).

На человеке Ф. Г. Леви (1926) перед наступлением рефлекторного тетануса наблюдал расслабление. Смысл этого переходного явления теперь понятен: наш раздражитель в первую очередь снимает имеющийся тонус скелетной мускулатуры, и через это торможение первого оптимума (тонического) приходит ко второму оптимуму (тетаническому).

ЛЕКЦИЯ VI

ЗАВИСИМОСТЬ ЭФФЕКТОВ ОТ ВЕЛИЧИНЫ РАЗДРАЖЕНИЯ

Демонстрируется оптимум Н. Е. Введенского для тетанического раздражения. Разыскивается порог с электродов *A* и *B* (рис. 8). Затем с электродов *B* получается тетанус при частоте импульсов раздражения 100 в секунду. К этому раздражению от времени до времени присоединяется краткое раздражение с электрода *A* с частотою 250 в секунду. Это раздражение отвечает уже пессимуму частоты, и всякий раз, как оно прилагается к нерву, тетанус в мышце, поддерживаемый импульсами из *B*, угнетается. Таким образом, слишком частое раздражение из *A* не только неблагоприятно само по себе для поддержания устойчивого тетануса в мышце, но оно срывает и тот тетанус, который поддерживался умеренными стимулами из *B*. Пессимальные стимулы из *A* успевают догнать импульсы,

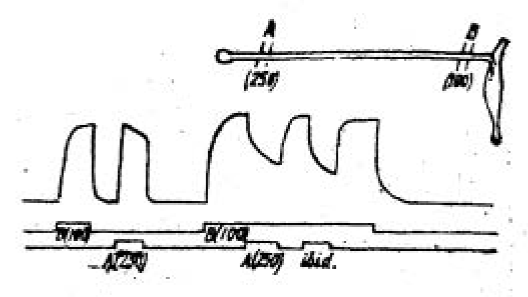


Рис. 8. Объяснение в тексте.

возникающие из *B*, и сорвать их эффект в мышце. Такой же эффект получается тогда, когда в *A* раздражение будет не слишком частым, но слишком сильным. Это будет демонстрация пессимума силы вместо предыдущего пессимума частоты.

В общем на барабане кимографа получается запись оптимума и пессимума В в е д е н с к о г о в таком виде. Сверху миографическая запись тетануса. Под ним электромагнитный отметчик *B* указывает время раздражения с электродов *B* с частотою 100 в секунду. Еще ниже электромагнитный отметчик *A* указывает время включения раздражений из *A* с частотою 250 в секунду. Раздражение из *A*, когда оно слишком часто или слишком сильно, угнетает тетанус, поддерживаемый из *B*.

В данном случае демонстрируются оптимум и пессимум собственно для тетануса. В районе значительно более слабых и редких раздражений можно получить подобные же оптимумы и пессимумы для тонуса.

Так, на шкале возрастания стимулирования мы имеем две, а иногда и три области, где дальнейшее увеличение силы и частоты раздражителя приводит не к возрастанию возбуждения и не к усилению эффекта сокращения, но к угнетению.

Для запоминания этих сложных фактов запишем следующую схему; при этом будем интересоваться только видимыми эффектами (рис. 9). На шкале возрастающих раздражений имеем пять областей.

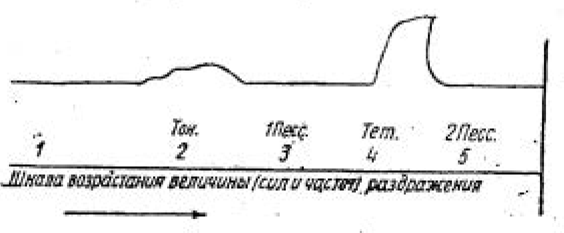


Рис. 9. Объяснение в тексте.

1) Область подпороговых раздражений. В ней отмечаем отсутствие возбуждения, хотя не знаем, не происходит ли оно в скрытом виде.

2) Область «сплавления» (fusion), — область тонических сокращений; область медленно развивающихся, тягучих, склонных к слиянию сокращений; «сплавление» — где нельзя различить слагаемых, поэтому нет суммирования, нет суперпозиции, но можно говорить о суммации сокращений и напряжений.

3) Район торможения тонуса. Несмотря на усиление импульсов, видим ослабление эффекта. Это — первый пессимум.

4) Область тетануса и суперпозиции. При прочих равных условиях (кроме усиления импульсов) мы видим при этих частотах усиление эффекта, и на этот раз он является не сплавлением, а суммой своих слагаемых. В этом — смысл слова «суперпозиция». П р и В в е д е н с к о м э т о т т и п с о к р а щ е н и я с ч и т а л и е д и н с т в е н н ы м с п о с о б о м ф и з и о л о г и ч е с к о г о д е й с т в и я м ы ш ц ы.

5) Район торможения тетануса. При этих частотах сам тетанус идет в пессимум. Это — второй пессимум.

Схема основана на том, что шкала с определенными эффектами остается достаточно постоянной для препарата, если он близок к физиологической норме. В течение часов видим приблизительно одну и ту же зависимость эффекта от места шкалы, т. е. при отсутствии функциональных сдвигов, видим одну и ту же зависимость величины эффекта от частоты и силы раздражения.

Когда удалось отдать себе отчет в том, что влияние центральной нервной системы на периферию дает тот же эффект, как при раздражении индукционным током, и что этот эффект не является артефактом (искусственным порождением опыта), да еще когда удалось разрешить вопрос

о физиологическом смысле каждой области шкалы, тогда эта зависимость эффекта от шкалы стала законом.

Мы уже заметили, что область тонических сокращений (первый оптимум) имеет нормальное физиологическое значение для поддержания позы. Здесь нет рабочего эффекта в механическом смысле, ибо нет грузоподъема, а есть лишь удержание груза на постоянном уровне, есть большая неутомимость, но бесспорно физиологическая активность налицо. (Косвенное указание — появление кровавой мочи при длительной стойке.)

Область тетануса дает яркие эффекты быстрых сокращений и механической работы с грузоподъемами. Это — наша трудовая деятельность по преимуществу.

Так как старая классическая физиология только тетанусы и знала, то ее пороги раздражения были в конце первого пессимума. Все, что левее его в сторону более слабых раздражений, она не учитывала. Основание для такой неточности: эффекты левой области относительно нежны и легко угнетаемы; физиолог искал более устойчивых и выразительных эффектов, а, неосторожно усиливая свои раздражения, затормаживал тонические сокращения.

Вильгельм Вундт (физиолог, затем знаменитый психолог), как и недавние физиологические учебники, утверждал: 1) что нервный центр и нерв работают исключительно по принципу «все или ничего», ибо, не улавливая тонуса, авторы переходили сразу в район сильных раздражений, т. е. в область более монотонных отдельных сокращений и продуктов их суперпозиции тетанического типа, и 2) что нервный центр нечувствителен к мгновенным индукционным ударам, к одиночным раздражениям, даже сильным. (Еще бы, скажем мы, — именно сильные раздражения и создавали угнетения эффектов!) Работники лабораторий так часто чрезмерно доверяют своим экспериментальным приемам и зачастую не замечают того, что именно экспериментальными своими приемами вносят патологические изменения в субстрат.

Мельцер (родился в России, работал в Америке) иронизировал над утверждением прежних лабораторных физиологов о нечувствительности нервных центров к одиночному индукционному удару, — тех самых нервных центров, которые в норме тонко реагируют уже на прикосновение пушинки, дуновения самого легкого ветерка на кожные поверхности. В условиях чрезмерного доверия к своим экспериментальным приемам и при недостаточной самокритике в лабораториях накоплялись артефакты; о них говорил Введенский: «мы многого не знаем о центрах или знаем неправильно только потому, что не умеем раздражать».

Вернемся к тонической области. Явления в ней инерционны. Если нам очень осторожным раздражением удалось найти момент первого тонического эффекта (положим частота 25 в секунду; сила — еще не ощущается языком), то, вызвав эффект, я ослабляю ритм до 15, до 10, до 5 в секунду — эффект все продолжается. Только на 3-х — 4-х ударах в секунду тонический эффект оборвется. Чтобы возобновить его, нам нехватит частоты 10—20, нам снова потребуется поднять частоту примерно до 25 в секунду. Но *однажды вызванный эффект потом способен держаться при значительном снижении и частоты и силы импульсов*. В соответствие этому позный тонус в наших мускулах сопровождается токами действия, т. е. импульсами из нервных центров, в первые минуты реакции не ниже 20—25 в секунду, но когда поза тела станет устойчивой, она поддерживается значительно более редкими импульсами из центров, 3—4 импульса в секунду. Не улавливая таких очень редких импульсов, старые физиологи и говорили, что поза — это контрактура, остаток сокращенного состояния от тетануса.

Моторная единица — это отдельное элементарное нервное волокно с кистью тех элементарных мышечных волокон, которые к нему приурочены. (Гистофизиология установила, что на одно нервное волокно приходится целая пачка мышечных волокон, достигающая иногда отношения 1 : 120 и 1 : 165.) Мышца есть целый пучок таких моторных единиц. Возможно, что есть особый сорт моторных единиц, которые обслуживают тонус, и особый сорт для обслуживания тетануса. За это говорит такой факт: существует у животных два рода мышц — белые, быстро утомляемые, и красные, мало утомляемые. У высших млекопитающих в одной и той же мышце есть и красные и белые элементы. С нашей шкалой это увязывалось бы так: в районе тонуса действуют, вероятно, только тонические моторные единицы, как наиболее возбудимые. С наступлением первого пессимума тонические единицы затормаживаются; при начале тетануса впервые происходит «recruitment» для единиц, способных к тетанусу, т. е. призываются в строй уже тетанические моторные единицы, которые менее возбудимы и оттого вступают в область возбуждения позже.

Обязательно ли, однако, думать, что для каждого оптимума есть свой сорт волокон? Что касается нас, то мы, особенно в работах 1934—1935 гг., утверждали и продолжаем утверждать теперь, что процесс двойного оптимума не зависит от двойного сорта мышц, а складывается в зависимости от меняющейся установки лабильности под действием текущих импульсов в одном и том же субстрате.

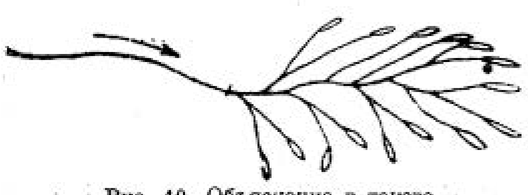


Рис. 10. Объяснение в тексте.

Физиологический субстрат под влиянием настойчивого воздействия ритмических импульсов способен усвоить задаваемый ритм, настроиться на новый лад работы. Поэтому один и тот же субстрат способен и на тонические и на тетанические эффекты. В прошлом году П. И. Гуляеву и В. О. Шевелевой в нашей лаборатории удалось получить на отдельной моторной единице двойной и тройной оптимум и соответственно им — двойной пессимум. Здесь уже заведомо на одной и той же моторной единице происходит «настраивание» то на тонический, то на тетанический тип реакции.

Спрашивается, что творится в подпороговой области раздражений? Основное значение имеет здесь повторность приложения импульса. Бездейственный вначале импульс, повторяясь, становится действительным, пороговым.

Это возможно лишь в том случае, если от каждого бездейственного с виду импульса что-то такое остается в субстрате, какие-то следы возбуждения накапливаются в нем. Каждый бездейственный импульс производит в субстрате какие-то изменения. Они складываются, накапливаются. Происходит при этом, впрочем, не простое суммирование, но суммация — «summation latente», в которой слагаемые не остаются постоянными величинами, способными к суперпозиции и вычитанию. Поэтому здесь мы говорим не о «суммировании» эффектов, но об их текучей «суммации»; для выражения именно этого понятия Лейбниц вытянул букву S в знак интеграла $\int$.

Получается впечатление, что физиологический субстрат обладает известной «емкостью» для складывания таких следов скрытого возбуждения, «Aufspeicherung» — как выражались германские физиологи (фон Криз). Зарядившись такими следами от предыдущего раздражения,

субстрат начинает затем отдавать свое возбуждение порциями наподобие конденсатора.

Есть основания думать, что электрический ток является не только характерным сопроводителем физиологического возбуждения, когда мы наблюдаем его в виде «тока действия» нерва и мышцы, но он является и фактором проведения, или передачи возбуждения на все новые и новые пункты возбудимого субстрата (нерва, мышцы, миокарда и т. д.). Поэтому изучение законов воздействия электрического тока на физиологический субстрат является принципиально кардинальной задачей физиологии. Знаменитый боннский физиолог Пфлюгер установил здесь руководящие закономерности под именем полярного действия тока (физиологического электротона).

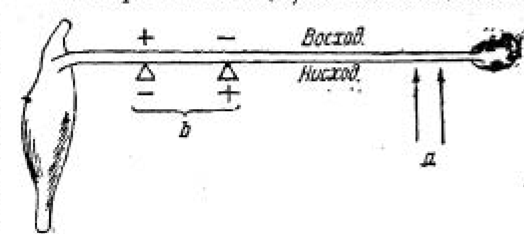


Рис. 11. Объяснение в тексте.

I. Чтобы разобраться в очень сложных эффектах воздействия гальванического тока на нерв, необходимо различать действующие токи, во-первых, по направлению, в котором они действуют на ткань (см. рис. 11), и, во-вторых, по относительной силе их действия на ткань. Физиологические эффекты в виде импульсов возбуждения с раздражаемого нерва к мышце, способные вызвать сокращения последней, возникают лишь в моменты замыкания и размыкания гальванического тока. В зависимости от направления и относительной силы действующего тока эффекты в мышце распределяются так:

Ток	Восходящий		Нисходящий	
	замык.	размык.	замык.	размык.
слабый	+	0	+	0
средний	+	+	+	+
сильный	0	+	+	0

Плюсами отмечаем наличие сократительного эффекта, нулями — отсутствие эффекта в мышце.

Установить эту таблицу полярного закона сокращений было уже громадной заслугой Пфлюгера. Установить постоянство в пестроте событий — тем более трудная задача, чем сложнее ход событий. В области биологии и физиологии приходится иметь дело с событиями и зависимостями, несравненно более сложными, чем в области физики и химии. Когда закономерность установлена чисто эмпирически, наступает вторая задача: понять и истолковать ее.

II. В поисках истолкования полярного закона сокращений Пфлюгер поставил переменные эффекты в нем в зависимость от изменений функций в нерве под полюсами действующего тока. Эти более или менее длительные физиологические изменения в нерве, устанавливающиеся под действием того или иного полюса гальванического тока, были названы «физиологическим электротоном» и соответственно «анэлектротоном» — в области анода и «катэлектротоном» — в области катода. «Физиологический электротон» Пфлю-

гера противопоставляется «физическому электротону» Дюбуа-Реймона. В последнем случае дело идет о тех, чисто физических, изменениях в условиях электрической поляризации мышцы, нерва, или физической модели Германна, которые наблюдаются при прохождении через них гальванического тока. Физиологический электротон Пфлюгера сводится к следующим положениям:

«Нерв возбуждается возникающим катэлектротоном или исчезающим анэлектротоном». «Исчезающий анэлектротон возбуждает нерв, при прочих равных условиях, слабее, чем возникающий катэлектротон». Поэтому слабейшие из физиологически действующих (т. е. пороговые) токи успевают дать эффекты в мышце только при замыкании. Надо несколько усилить токи, чтобы эффекты стали получаться и при замыкании и при размыкании. Но с усилением действующих токов оказывается, что возникающий анэлектротон, а при дальнейшем действии тока и исчезающий катэлектротон не являются физиологически индифферентными факторами. Если при слабых токах и при средних силах тока это не дает себя заметить, то при более сильных токах и при более продолжительном их действии на нерв обращает на себя внимание угнетение функций нерва в областях, где развивает свое действие анэлектротон или прекращается катэлектротон. Следует здесь же отметить, что во времена И. М. Сеченова в нашей лаборатории Б. Ф. Вериго показал в дополнение к закону Пфлюгера, что угнетение функций нерва в области катода наступает не только от размыкания более сильного и более продолжительного нисходящего тока, но и при продолжающемся действии такого тока, когда ток этот очень силен или действует долго. Поэтому, если Пфлюгеровское угнетение в области анэлектротона получило название «анодической депрессии», то угнетение, открытое профессором Вериго, носит название «катодической депрессии» нерва. В нижней строке полярного закона сокращений по Пфлюгеру мы видим, что восходящий ток при замыкании не успевает дать эффекта в мышце. Это не потому, что вопреки ожиданию на катоде возбуждение не родится, но потому, что родившееся на катоде возбуждение не может пройти через область анодической депрессии. При нисходящем токе волна возбуждения свободно проходит от области катода к мышце в момент замыкания, но в момент размыкания, родившись в области исчезающего анэлектротона, она оказывается неспособной пройти через область бывшего катода. Поскольку возбуждение родится в области катода поляризующего гальванического тока, а в момент размыкания последнего в области бывшего анода, т. е. по существу в области катода деполяризационного тока, направленного обратно по отношению к бывшему поляризующему, закон Пфлюгера, очевидно, очень легко согласуется с принципом Пельтье: возбуждение родится там, где силовые линии тока выходят из физиологического субстрата. Но вслед за Вериго мы должны добавить: слишком продолжительное или сгущенное выхождение силовых линий будет развивать в субстрате угнетение по принципу катодической депрессии.

III. Анодическая и катодическая депрессия функций нерва говорит о том, что в соответствующей области нерва складывается особое физиологическое состояние, которое, пока оно длится, будет задерживать приходящие волны возбуждения. Бернштейн попробовал воспользоваться этим обстоятельством для исследования вопроса о сроках утомления нерва. В дистальном конце «*b*» нерв подвергается поляризации гальваническим током (см. рис. 11). В проксимальном конце «*a*» он раздражается индукционными токами с оптимальной силой и частотой. Когда

в «b» более продолжительная и сильная поляризация создает «блок» (задержку) для импульсов из «a», мышца успокоится, несмотря на то, что нерв будет все время возбуждаться из «a». Спрашивается: как долго можно будет получать возобновленное действие нервных импульсов «a» на мышцу путем размыкания блокирующего тока в «b»? Бернштейн нашел, что еще 10 мин. непрерывной тетанизации в «a» не утомляют нерва, так как при повторительном размыкании за это время блока в «b» нервные импульсы опять и опять достигают мышцы. Если в эти 10 мин. нервные импульсы все время доходили бы до мышцы, последняя давно утомилась бы до конца. Так относительно медленно утомляется нерв! Н. Е. Введенский обратил внимание здесь на следующее обстоятельство: сильный блокирующий ток в «b» может не только поддерживать блок для импульсов нерва, рождающихся в «a», но наверное и глубоко изменять самое вещество в нерве. Поэтому если в опытах Бернштейн через 10 мин. нерв все-таки и переставал возбуждать мышцу, то тут дело шло уже не об утомлении, а о грубом изменении вещества в нерве. Если физиологический блок в нерве сводится к тому, что в нерве устанавливается под действием гальванического тока особое функциональное состояние, то лишь бы поддерживалось это состояние, хотя бы и очень деликатным током, блок будет, вероятно, продолжаться. Действительно, вызвав блок для импульсов из «a» по Пфлюгеру достаточно сильным гальваническим током, Введенский переходил затем ко все более слабым токам в «b», подбирая практически такие, которые были бы едва достаточными для поддержания блока на рубеже. При этом можно говорить о «пороге» для блока в «b», т. е. для поддержания в нерве того местного состояния в «b», которое требуется для задержки импульсов, идущих из «a». При такой методике «минимальной поляризации» нерв сохраняет свои исходные свойства наиболее долго и, как удалось показать, нерв не утомляется еще через 10—12 час. непрерывной тетанизации.

На теплокровном животном неутомляемость нервов можно показать отравлением небольшими дозами яда кураре. Яд этот в небольших дозах парализует двигательные нервные окончания в мышцах, но лишь временно, ибо он постепенно выводится почками. Поддерживая искусственное дыхание у теплокровного, вводят в кровь его дозу кураре и прилагают тетанизирующее раздражение того или иного двигательного нерва, предварительно изолированного от спинного мозга. Тетанусы в соответствующей мышце вскоре прекратятся, ибо наступит блок от кураре, достигшего через сосуды к мышце и к двигательным окончаниям в ней. Но довольно скоро тетанусы возобновятся, ибо кураре выводится почками. Надо будет дать повторительную дозу яда, чтобы возобновить блок к мышце. Продолжая такой опыт в течение 15—18 час., убедились, что непрерывно тетанизируемый нерв все-таки не утомляется, тогда как мышца утомилась бы давным-давно, если бы не блок на пути к ней, т. е. если бы она подвергалась действующим нервным импульсам непрерывно.

ЛЕКЦИЯ VII

ИСТОЧНИКИ МЫШЕЧНОЙ РАБОТЫ

Вернемся к работе мышцы при различных режимах.

Изотонический режим (режим «равного остаточного напряжения») предоставляет мышце свободу развивать сократительный эффект; можно записать, как сокращение изменяется в своем протекании во времени. Все обычные представления о работе мышц имеют в виду именно этот режим.

При изометрическом режиме (режиме «равной меры возбуждения») мышца как будто поставлена в неестественное условие: для измерения ее активности ставят, например, пружину, по степени раскручивания которой судят о величине невидимого для глаза роста напряжения или тяги в мышце.

В общежитии думают, — так же думаем вначале и все мы, — что физиологически наиболее естественна, а значит, принципиально наиболее важна и для изучения — форма активности в виде сокращения. Отчасти этим и объясняется, что почти во всех лабораториях преобладают установки для изотонического режима. Изометрический режим представлен обычно одним — двумя приборами, как бы «для курьеза». Фик, разработавший в особенности изометрический метод, оправдывал его лишь со стороны чисто теоретических и вычислительных преимуществ: изменение активного состояния мышцы учитывается здесь все время в одних и тех же единицах напряжения, тогда как при свободном сокращении, кроме сократительного процесса, известная часть активности остается в форме напряжения, и в общем дело шло бы о суммировании таких слагаемых, из которых одно дано в одних единицах, а другое — в других.

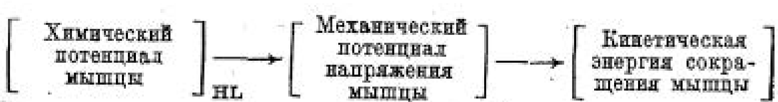
Братья Вебер в свое время очень глубоко и целесообразно подошли к физическому сопоставлению этих двух режимов. Стало ясно, что принципиально наиболее важным является именно изометрический режим.

Переход от покоя к возбуждению прежде всего связан с нарастанием напряжения мышцы, и этот прирост напряжения сказывается в возрастающей способности поддерживать и уравновешивать тяжести, которые стремятся мышцу растянуть. Если прирост напряжения будет вести к тому, что мышца будет способна уравновешивать более значительные грузы, чем те, которые она уравновешивала в покое, то, очевидно, эти последние грузы мышца будет не только уравновешивать, но и поднимать, т. е. мышца будет сокращаться. Ясно, что наиболее важным в активности мышцы является именно прирост напряжения, а уже второй вопрос, удается ли нам перевести часть его в кинетический эффект сокращения. Иными словами изотонический режим является производным из основного изометрического режима и предполагает его в своей основе.

Эта точка зрения была прочно забыта. Возобновитель ее в нашем столетии — Хилл, еще молодой британский физиолог, столь известный в наши дни. В настоящее время последовательно этот процесс представляется так.

Под влиянием нервного импульса в мышце в первую очередь развивается механический потенциал напряжения, а уж во вторую очередь на его счет возникает кинетический эффект, в зависимости от условий нагрузки и от внешних текущих препятствий. Если груз уравновешивает напряжение мышцы, то видимого эффекта сокращения не получится, вся работа напряжения будет переходить в тепло. Если груз меньше, чем тот, который уравновесил бы мышцу, то мы увидим сокращение, которое израсходует лишь часть из имеющегося механического потенциала мышцы.

По Хиллу последовательность факторов представляется в такой схеме:



Лет 20 назад, сразу после войны, Хилл дал следующее объяснение этих переходов. [Тогда они казались ясными и простыми; позднее — все оказалось сложнее. Примечательно, что Мейергоф — немецкий ученый, отделенный от Хилла линией фронта, пришел почти к тем же

выводам и сразу же по окончании войны опубликовал эти выводы, столь близкие к данным Хилла; Мейергоф и Хилл разделили первую после войны Нобелевскую премию за одно и то же открытие.]

В результате химических реакций ферментативного расщепления гликогена появляется молочная кислота (вспомним Пастёр-Мейергофовский цикл!). Она действует на белковые структуры мышцы. Под влиянием молочной кислоты белки свертываются и выпадают, а если они анизотропны, то могут сокращаться вдоль длинной оси. Анизотропные белковые структуры рождают напряжение; укорочение анизотропных тел дает тот механический потенциал, из которого можно уже извлечь кинетическую энергию сокращения и грузоподъема, т. е. работу. Здесь так все ясно! Однако сейчас молочная кислота потеряла значение обязательного фактора сокращения: доказано, что при заведомом устранении ее напряжение мышцы все равно своевременно осуществляется (Лундсгаард). С известными поправками, впрочем, теория Веберов и Хилла остается принципиально правильною и в настоящее время.

Прежде всего несомненно, что мышца есть хемодинамическая, но не термодинамическая машина.

В старину думали, что мышца извлекает свою работу из тепла подобно паровой машине и термодвигателям.

Фик доказал, что это не так. Его теорема — здесь одна из наиболее четких в физиологии. Принципиально вопрос в том: какая часть освобождающейся энергии организма фактически успевает превращаться в полезный кинетический эффект? В паровых машинах этот, так называемый коэффициент полезного действия $= 5-11\%$. А в мышце — давние измерения, как и новые, показывали неожиданно большой коэффициент полезного действия $= 25\%$.

Фик рассуждал так: если мышца есть термодинамическая машина, то к ней должны быть применимы основные термодинамические принципы Карно, в том числе непосредственная зависимость полезного коэффициента от того, каким максимумом теплообразования машина располагает, и до какого минимума она способна исчерпывать это тепло в своем рабочем цикле.

Полезный коэффициент термодвигателя есть отношение разности абсолютных температур максимум и минимум, какими располагает двигатель, к абсолютной температуре максимум. В общем виде имеем отношение:

$$\eta = \frac{T - T_1}{T + 273},$$

где η — степень утилизации, коэффициент полезного действия.

Каков будет к. п. д. в мышце, если исходить из максимальной температуры 38°, минимальной 37°? Он будет равен 0,003. Таков был бы к. п. д., если бы мышца была тепловым двигателем. Если же взять $\eta = 0{,}25$, как это было найдено для мышцы в действительности, тогда, согласно с циклом Карно, в мышце должны быть скачки от $T = 140°$ до $T_1 = -39{,}5°$.

Так путем reductio ad absurdum Фик с точностью доказал, что мышца не может быть тепловым двигателем.

Тогда стала намечаться теория хемодинамической машины, т. е. такой, в которой химическая энергия непосредственно может переходить в тепло.

Бернштейн и д'Арсонваль выдвинули теорию набухания. Анизотропные тела мышцы, набухшие от перехода в них воды, заставляют мышцу сокращаться. Количественная проверка этого качественного предположения опять-таки показала, что эффекты набухания в фактически имеющихся анизотропных элементах мышцы должны быть,

ничтожны. Так, Бернштейн, подобно Фику, применил могучий метод Гарвея — метод количественной критики для качественного правдоподобия.

Последняя редакция Хилла представляла эту хемодинамическую машину так: молочная кислота, воздействуя на поверхность мышечных белковых цилиндриков, увеличивает в них поверхностное натяжение, потенциальная энергия поверхностного натяжения переходит частично в сокращение.

Но вот стало известно, что сократительный процесс и процесс напряжения, который за ним кроется, оказались возможными в мышце без молочной кислоты (Лундсгаард). И Хилл признал, что, зная химический источник мышечной активности и конечное состояние ее в виде механического напряжения и сокращения, мы должны признать, что механизм превращения химического потенциала в механический остается для нас пока terra incognita.

Нужно упомянуть новенькую теорию биохимика Майера (Германия), которая привлекла много сторонников своей неожиданной правдоподобностью. Эта схема Майера — Фишера — Вебера представляет мышцу, как электродвигатель. Представляют, что важнейший мышечный белок миозин — полипептид имеет амфотерные свойства, т. е. он есть соединение, которое при избытке щелочи ведет себя, как кислота, а при избытке кислоты ведет себя, как щелочь. Это значит, что кроме тех основных и кислотных групп, которые затрачены на сцепление пептидов в полипептид, миозин обладает еще и свободными основными (аминными) и кислотными (карбоксильными) группами. В момент, когда зарядка среды приблизительно соответствует зарядам белка, он будет сохранять в себе и кислые и щелочные свойства. И можно себе представить, что в этот момент он начнет, пожалуй, действовать своими положительными зарядами на свои же отрицательные заряды. Белковая молекула от этого внутреннего замыкания деформируется, развивает в себе как бы эластический потенциал, сокращается, т. е. электрические силы вызывают механическое напряжение и движение, и мышца представляется, как электродвигатель. Электрохимическое состояние переходит в напряжение.

А когда рождаются это внутреннее напряжение и деформация, в тот же момент молекулы должны начать выпадение из раствора, ибо они держались в растворителе в особенности своими односторонне-кислыми или односторонне-основными свойствами.

Ритчи (Англия) углубил и проверил эту теорию математически. Количественно она получила веские подтверждения: теоретически вычисленный на ее основе к. п. д. близок к тому, что мы имеем для мышцы практически.

За счет какого же химического потенциала работает мышца? Каков, конкретно, материал, рождающий потенциал напряжения и действия? Проще всего было бы считать, что материал этот — тот, который в мышце преобладает, т. е. белки. (Так считал Либих, основатель биохимии.) Но еще героический поход на Альпы двух ученых стариков — Фика и Вислиценуса, и голодающие собаки Пфлюгера (см. наши лекции об обмене веществ) показали, что: 1) в условиях нормального питания организм совершает экстренную работу не за счет белка, но заведомо за счёт безазотистых материалов (Фик); 2) в условиях голодания белок может тратиться на работу, но при малейшей возможности заменить его, организм пускает в ход более дешевые материалы (Пфлюгер). «Белку в организме и без того слишком много работы».

С момента открытия Пастёр-Мейергофовского цикла был перестроен весь вопрос о реакциях в мышце. Вспомним, что из гликогена

через гексозы при расщеплении в триозы получается молочная кислота (HL).

Она частью своей регенерирует вновь по направлению к гликогену, ради чего другая часть молочной кислоты разрушается с освобождением энергии.

ЛЕКЦИЯ VIII

ХИМИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ МЫШЦЫ

В опытах Пфлюгера подчеркнем важную черту: количественную оценку рабочей затраты белков, жиров и углеводов. Для этого он применил принцип английского колеса, употреблявшегося для каторжного наказания (см. об этом в соответствующей лекции по обмену веществ). Любая работа, если она осмысленна — она приятна. Ею не накажешь. Для каторжной работы старались создавать труд бессмысленный. Придумали «белку в колесе», такой механизм, в котором «белка» поставлена в необходимость перемещаться последовательно с одной лопасти на другую, тем самым поддерживать вращение колеса и выработку кинетической энергии, которую можно измерить, наматывая, например, на вал вращаемого колеса определенный груз. Пфлюгер и воспользовался таким механизмом, чтобы заставить своих голодающих собак производить работу, точно учитываемую. При частичном голодании, когда животное получало только фибрин, замечали, что ничтожная работа дает уже сдвиг азотистого равновесия. Т. е. организм в добывании нужной энергии быстро приспособляется; если нет безазотистых продуктов под руками, он идет на то, чтобы разрушать хотя бы и самое дорогое — белки, только бы не прерывать работу.

Затем Пфлюгер начинал давать одним из собак жиры, другим — углеводы; при этом белки быстро выручались из расхода, количественно замещаясь дешевым безазотистым материалом (в количествах, эквивалентных работе). Таковы выводы Боннской физиологической школы Пфлюгера, добытые интегрально в больших масштабах и на больших группах животных.

Но наряду с этим до недавнего времени не было точной дифференциальной химии мышцы.

Наблюдали, что в изолированной мышце при работе тратился гликоген. В то же время «in situ» — в целом организме видимой траты гликогена в работающей мышце не получалось. В следующие годы уследили: по мере того, как мышца работает в условиях кровообращения, гликоген тратится не в ней, а в печени, и в количествах, пропорциональных работе.

Еще при Клод Бернаре знали, что печень может быть «набита» гликогеном свыше 10% ее массы, тогда как в мышце в самых крайних случаях (волк, здоровый пес) количество гликогена доходит лишь максимально до 1%, и это малое количество как будто очень прочно удерживается. Современные данные таковы.

При работе тратится, конечно, гликоген на месте работы, в мышце, но в условиях кровообращения он так же быстро восстанавливается, как тратится, не показывая заметной убыли этого 1% у волка, 0,5% у человека.

Хотя, как мы знаем, в результате Пастёр-Мейергофовского цикла, гликоген в мышце и восстанавливается, но восстанавливается лишь частично; эта постепенная убыль мышечного гликогена пополняется мышцей из крови немедленно: она отнимает сахар из крови; кровь, лишившись его, забирает его из гликогена печени. Что же касается печени, она запасает гликоген впрок, независимо от текущих потребностей.

Еще недавно — примерно в 1923 г. — после открытия Пастёр-Мейергофовского цикла и работ Хилла, многие физиологи поверили, что

цикл этот решает все вопросы, связанные с сокращением мышц. Подозрение на «перпетуум мобиле» отпадает потому, что мы определенно знаем, за счет какого источника энергии восстанавливается гликоген. Первая фаза цикла — постепенное ферментативное расщепление гликогена — поставляет энергию независимо от присутствия кислорода; это аналог брожения в отсутствии кислорода — и вместе с тем подготовка к дыханию (см. рис. 12). В цепи реакций получаются все более легко окисляющиеся продукты вследствие расщепления и благодаря передаче водорода в сторону все более жадного на водород сродства, и лишь в конце этой лестницы происходит встреча с активным кислородом, который окисляет последние продукты расщепления гликогена. В неутомленной мышце достаточно сжечь $^1/_5$ полученной молочной кислоты, чтобы восстановить $^4/_5$ в гликоген. В утомленной мышце требуются для восстановления гликогена все большие количества молочной кислоты, т. е. гликоген восстанавливается с большими потерями энергии в виде тепла, что мы заметно ощущаем на себе в виде повышенного теплообразования при изнурении от усталости.

Так решались с помощью Пастёр-Мейергофовского цикла вопросы усталости, восстановления гликогена и др. — даже сам механизм сокращения мышцы в виде укорочения анизотропных тел под влиянием молочной кислоты.

Тем более понятны нам та неприятность и разочарование, которые получились в 1929 г., когда Лундсгаард (Дания) решил попробовать, что произойдет при блокаде гликогена, когда, например, соли монобромуксусной кислоты или монойодуксусной кислоты парализуют ферментативные процессы расщепления углеводов, т. е., когда заведомо устранено образование молочной кислоты и всех промежуточных продуктов (здесь та же задача, которую Пфлюгер решил на целом организме, ставилась для отдельной мышцы, для самих химических реакций рабочего обмена: если Пфлюгер нашел, что мышца в организме может работать на белках, то здесь выяснялась химия этой возможности).

Мышца, лишенная углеводного обмена, приблизительно с 30-го сокращения начинает задерживаться на некотором остаточном сокращении. К 80-му сокращению мышца, сократившись, уже не может расслабнуть, и в этом положении коченеет, замирает в состоянии сокращения. В это время в ней накопляются фосфорная кислота и креатин.

Вывод: за счет чего-то мышца способна и без гликогена поддерживать работу, но не надолго: ее хватает лишь на 60—80 сокращений.

Как же представить себе это сокращение без траты гликогена? Откуда получаются в результате эти соединения — фосфорная кислота и креатин?

Открылось, что в мышце всегда присутствует некоторый запас креатинфосфорной кислоты.

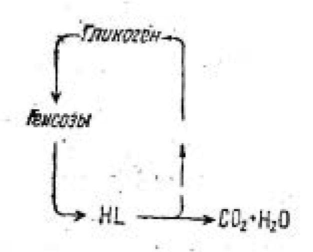


Рис. 12. Объяснение в тексте.

$$
\begin{array}{l}
\searrow \mathrm{NH-OP}(=\mathrm{O})(\mathrm{OH})_2 \\
\quad | \\
\mathrm{C{=}NH} \\
\quad | \\
\mathrm{N-CH_3} \\
\quad | \\
\mathrm{CH_2\cdot COOH}
\end{array}
$$

По месту, указанному стрелкой на рисунке, всегда происходит распад молекулы на креатин и фосфорную кислоту; по этому же месту происходит и регенерация креатинфосфорной кислоты.

Но ведь креатин — белковый продукт. Значит, вновь найден тот же Пфлюгеровский вывод: за отсутствием дешевого гликогена, мышца м о ж е т использовать белковые продукты, в частности креатинфосфат; но его хватает не надолго, если он не имеет средств ресинтезироваться, средства же к ресинтезу даются ему из процесса распада гликогена, за счет экзотермии гликолиза. Таким образом, в присутствии гликогена и гликолиза по мере работы мышцы расхода креатинфосфата мы и не замечаем, так как он все время ресинтезируется, пока есть под руками гликогенный обмен. Наглядно учитываемый расход вещества в работающей мышце в норме будет ложиться все-таки на гликоген.

В самом конце двадцатых годов Л о м а н обратил внимание еще на новое вещество, играющее также важную роль передаточной инстанции для химической энергии гликогенного обмена в сторону образования механического потенциала мышцы. Это — аденил-пирофосфорная кислота, или аденозинтрифосфат. Аденил-пирофосфорная кислота — очень своеобразное вещество, в составе которого, на удивление прежним физиологам, оказалась пентоза. (Считалось, что из углеводов в организме животных могут быть только гексозы.) Вот формула этого соединения, где видна его сложная природа:

$$\begin{array}{l} N = C \cdot NH_2 \\ | \quad\quad | \\ HC \quad\; C - NH \diagdown \\ \| \quad\quad \| \qquad\qquad CH \\ N - C - N \diagup\!\!\!= \end{array}$$

аденин, продукт белковой химии, из группы пуриновых оснований, близких к ядерному веществу;

$$CH_2 - CHOH - CHOH - CH - CH_2OH \quad (\text{кольцо через } O)$$

пентоза

$$\begin{array}{c} HO \diagdown \qquad\qquad\qquad \diagup OH \\ O = P - O - P = O \\ HO \diagup \qquad\qquad\qquad \diagdown OH \end{array}$$

фосфорная кислота.

Появление эфира с пирофосфорной кислотой является всегда признаком, что молекула вступила в активное состояние — состояние мобилизованности.

Опять перед нами вещество белкового характера, но вместе и углеводного и минерального (приобретая минеральный компонент, оно становится чрезвычайно активным).

Последующие детальные исследования показали, что аденилпирофосфат, расщепляясь при сокращении мышцы на ортофосфорную кислоту и адениловую кислоту, способен регенерировать чрезвычайно легко, если рядом идет распад гликогена, хотя бы и не было кислорода. Энергии анаэробного распада гликогена достаточно, чтобы аденилпирофосфат успевал регенерировать. В целом молекулу аденилпирофосфорной кислоты представляют так:

$$\begin{array}{l} \qquad\qquad\qquad\qquad\qquad\qquad\qquad\qquad\qquad\qquad\qquad\qquad\qquad\qquad\qquad \diagup OH \\ \qquad\qquad\qquad\qquad\qquad\qquad\qquad\qquad\qquad\qquad\qquad\qquad\quad O - P = O \\ N - C \cdot NH_2 \qquad\qquad\qquad\qquad\qquad\qquad\qquad\qquad\qquad O - P = O \quad \diagdown OH \\ | \quad\quad | \qquad \diagup CH - CHOH - CHOH - CH - CH_2 - O - P = O \quad \diagdown OH \\ HC \quad C - N \diagdown \qquad\qquad O \qquad\qquad\qquad\qquad\qquad \diagdown OH \\ \| \quad\quad \| \qquad\; CH \\ N - C - N \diagup\!\!\!= \end{array}$$

Но экзотермическая энергия распада аденил-пирофосфата в свою очередь достаточна для того, чтобы регенерировать креатинфосфат. Значит, креатинфосфат будет активно охраняться, т. е. постоянно восстанавли-

ваться за счет распада аденилфосфата, пока аденилпирофосфат не исчерпается. Но он также будет восстанавливаться до тех пор, пока есть ферментативный распад гликогена, даже и без кислорода. В настоящее время взаимоотношения между углеводным, креатинфосфатным и аденилпирофосфатным процессами представляются так, как показано на рис. 13.

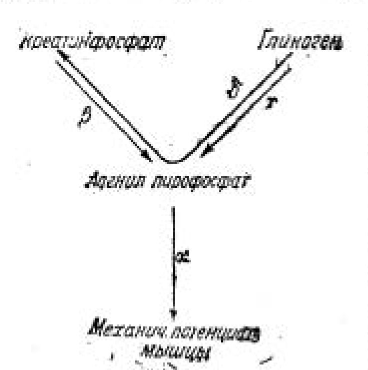


Рис. 13. Схема связей между реакциями аденилфосфатного, креатинфосфатного и гликогенового обмена в мышце (по В. А. Белицеру). Механический потенциал мышцы складывается ближайшим образом вследствие распада аденилфосфата (стрелка α). При наличии креатинфосфата (фосфагена) аденилфосфат немедленно ресинтезируется (стрелка β). С дальнейшим продолжением работы мышцы вовлекается в дело более инерционный гликогеновый обмен. Им поддерживается ресинтез аденилфосфата (стрелка γ). Очень быстро совершающийся (высоко лабильный) процесс расщепления аденилфосфата и его реставрации на счет креатинфосфата (стрелка β) прекращается тотчас с прекращением возбуждения мышцы; но начавшийся гликолиз продолжается некоторое время («запаздывает»), причем избыточные фосфатные группы через аденилфосфат идут на ресинтез истраченного фосфагена (стрелка δ).

Мы видим, как углеводный цикл мышцы тесно сцеплен с циклами белкового обмена. На схеме нисходящая часть Пастёр-Мейергофовского цикла, т. е. небольшая часть экзотермии углеводного обмена, окупает собою полностью восстановление работоспособности в циклах аденилфосфата и креатинфосфата. Освобождающаяся из этих последних циклов фосфорная кислота служит возобновлению атаки на гликоген. Начавшаяся реакция наклонна сама себя поддерживать своими продуктами. Перед нами пример того, что надо назвать физиологической инерцией. Промежуточные реакции служат, по выражению Э г г л е т о н а, «передаточными блоками» для сообщения энергии от углеводного потенциала к механизмам мышцы.

Эта сцепленность циклов и объясняет, почему исследователи видели в свое время только гликогенный расход, считая нерушимым белок. В самом деле белки непрерывно восстанавливаются за счет (в конечном итоге) энергии распада гликогена. Последнее обеспечивающее топливо все-таки в гликогене. Он и оказывает легко заметный расход в мышце.

Так становится понятным в микрореакциях то, что в макрореакциях было установлено П ф л ю г е р о м на голодающих собаках.

Нужно, конечно, помнить, что эти схемы — страшное упрощение; за каждой стрелочкой схемы кроется громадное разнообразие переходных реакций, новообразующихся молекул и ферментативных влияний.

Вновь возникает вопрос, как возможна согласованная работа такого большого числа посредников, осуществляющих такие сложные системы реакций? Чем обеспечивается такой порядок, слаженность, в силу которых, несмотря на многочисленность и сложность участвующих реакций, циклы приходят так экономно к определенному рабочему результату?

Дело в организации! Лишь тонкая химическая организация внутриклеточного хозяйства может привести к такой стройности и порядку, подобно тому, как организация реакций в даниэлевском элементе обеспечивает стройную работу гальванической ячейки в течение многих и многих дней, тогда как все те же вещества, слитые вместе в ведро, дали бы лишь краткую вспышку тепла и грязь, из которой никаким путем не извлечь прежнего, такого нужного эффекта.

Чем больше веществ участвует в сложной системе реакций, тем резче подчеркивается значение организации в пространстве и времени для того, чтобы направить и утилизировать энергию.

Когда так много деятелей, когда так много частных реакций между ними (которые должны быть как-то особенно расположены, чтобы не было беспорядка), тогда велика вероятность разнобоя, нарушения, спутанности.

Чем больше и многообразнее система по содержанию, тем больше сопротивление порядку внутри ее, тем больше инерционность, которую надо преодолеть, когда система пускается в ход или перестраивается. Чем множественнее система, тем труднее навязать ей определенный ритм работы со стороны.

Чем инерционнее исходная химическая система, тем более на ее фоне (на фоне ее сопротивления) будет выражен эффект усваивания ритма и навязывание ритма со стороны. Я хочу с этой стороны подвести вас к понятию физиологической лабильности.

Лабильность системы — это скорость, с которой система успевает закончить определенный полный круг. Иначе, лабильность — это количество законченных рабочих циклов, которые система может полностью осуществить в единицу времени.

На фоне предварительной инерционности более резко, более выпукло видно усвоение ритма, когда оно достигнуто.

Таким путем мы близко подошли к оценке мышечных систем по степени лабильности, т. е. по скоростям заканчивания рабочих циклов в них.

Самый сподручный, простой и самый старый способ оценки лабильности мышцы — нанесение одиночного индукционного удара, чтобы вызвать отдельное сокращение и оценить его длительность.

Примеры: длительность полного сокращения в ответ на отдельное мгновенное раздражение:

m. gastrocnemius	лягушки	0,1 сек	Цифры напоминают нам о ленивых и медлительных движениях черепахи
» »	черепахи	0,6 »	
m. biceps brachii	лягушки	0,15 »	
» »	черепахи	0,9 »	

Еще пример для контраста:

Гладкая мышца желудка лягушки 75,0 сек
Мышца крыльев насекомых 0,003—0,04 сек

Мышца крыла насекомого, как видно, способна проделать до 300 рабочих циклов в секунду, мышца желудка лягушки — еще и в минуту не успевает закончить свой один рабочий цикл.

Вот яркий пример разной лабильности.

Как представлять себе более конкретно «химическую организацию» клетки, обеспечивающую налаженное экономическое хозяйство в ней при всем том многообразии материалов и реакций, которые делали бы более вероятным состояние беспорядочного расходования освобождающейся энергии? Требуется, чтобы вещества в клетке, подобно веществам гальванической ячейки, расположились в определенном порядке с обеспечением того, чтобы продукт предыдущей реакции с определенной скоростью поступал в область протекания последующей реакции, а эта, в свою очередь, использовала в срок свою исходную активную массу, дабы не засорялась работа всей системы. Малейшее «запоздание» одной из реакций грозит дезорганизацией всей системе. Словом, дело идет об определенном распределении веществ и реакций в отдельных областях клетки, о непременной гетерогенности внутриклеточной среды, о согласованных скоростях адсорбции и связывания растворенных веществ к структурным

поверхностям в одном месте, о столь же согласованных скоростях освобождения продуктов со структурных поверхностей в другом месте, о строго обеспеченной срочности ферментации на активных поверхностях в третьем месте. По всей вероятности, никому другому, как белкам с их структурным многообразием, принадлежит главная роль в обеспечении активных поверхностей и поверхностей раздела для срочного протекания промежуточных реакций внутри клетки ради срочного и экономического обеспечения рабочего результата.

ЛЕКЦИЯ IX

ТОКИ ДЕЙСТВИЯ МЫШЦЫ И НЕРВА

Теперь, когда мы просмотрели химическую сторону реакций в мышце, мы можем разобраться в тепловом эффекте мышцы.

Мы видели здесь экзотермические реакции распада и эндотермические реакции ресинтеза.

Сейчас нам будет понятна схема Хартри. (Старый колониальный инженер, на склоне лет приглашенный Хиллом в лабораторию и давший очень много для микроизмерений теплообразования и времени протекания его при возбуждении мышцы.)

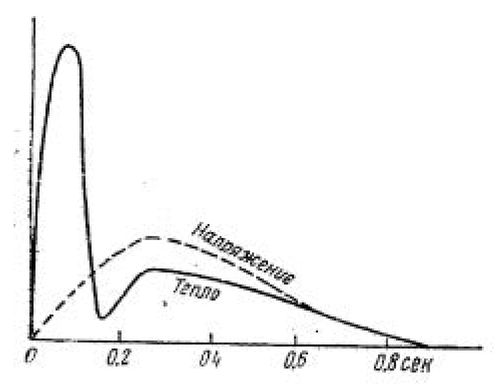


Рис. 14. Отношение во времени между развитием теплообразования и напряжения в m. sartorius лягушки при одиночном изометрическом возбуждении при 0° C (по Хартри).

Схема (рис. 14) сопоставляет во времени напряжение с теплообразованием мышцы. С началом возбуждения возникает прирост напряжения (tensio).

Одиночному приступу возбуждения соответствуют два «горбика» теплообразования: а) «начальное теплообразование» и b) «задержанное теплообразование»; последнего может и не быть, если мышца работает в анаэробных условиях.

Значит, «а» — это теплообразование от ферментативного расщепления, главным образом, гликогена, так как другие циклы (креатиновый и пр.) в результате своего полного ресинтеза дают ничтожные тепловые утечки.

Второе теплообразование зависит от окислительных процессов. Если мы внесем мышцу в аэробные условия хотя бы по окончании напряжения — эта, уже не работающая более мышца даст этот второй тепловой эффект. Мышца работает как бы в долг. Она сохранила в себе те продукты, которые в ней накопились, и реализует их для ресинтеза, хотя бы и после большой отсрочки. В этом смысл отставленного теплообразования. Мышца долго — 15—20 мин. — может работать без кислорода; а затем, когда появится кислород, образовать задержанное тепло и ресинтезы.

Площади, ограниченные кривой начального теплообразования и кривой задержанного теплообразования, почти равны между собою. Вторая лишь растянута во времени. Начальное теплообразование мышцы соответствует приблизительно 0,0033 cal на 1 г мышцы. Задержанное — столько же. Общее теплообразование на отдельное сокращение, таким образом, около 0,007 cal на 1 г мышцы.

В отсутствии кислорода мы будем получать в мышце накопление молочной кислоты. Но она не будет ни окисляться до CO_2, ни ресинтезироваться до тех пор, пока не дадим мышце кислород. HL будет накопляться и, если только мышца не будет перегружена, отравлена молочной кислотой, — это накопление при даче кислорода используется для бурного окислительного процесса: произойдет частичное сгорание накопленной HL и ресинтез гликогена; т. е. произойдет процесс реставрации ткани за счет кислорода, произойдет перезарядка потенциала, катаболиз сменится анаболизом, который развивается во времени совсем с другими скоростями и может быть, как мы видели, надолго отставлен во времени, в то время как целые ряды сокращений мышцы могут осуществиться за счет ферментативного катаболиза (расщепления) мышечного вещества. Важно, что организм не ждет полного восстановления своих ресурсов для того, чтобы вступить в текущую, часто не терпящую отлагательства работу. Кислород требуется не на производство текущей работы, как это выходило по Лавуазье, а на поддержание долговременных запасов потенциальной энергии и долговременной организации клетки — клеточных архитектур, обеспечивающих экономическое течение правильного обмена веществ и энергий в клетке.

При каких условиях мышца расходует энергию более экономно, — при тонической или тетанической ее эксплоатации?

Чем большую часть освободившейся энергии удалось превратить в работу, тем экономнее употреблена энергия клетки. Поэтому, тоническое употребление имеет ничтожный к. п. д., ибо кинетический эффект здесь почти равен нулю. В тетаническом употреблении скелетной мышцы оптимальные условия дают 25% полезного действия, как и для сердечной мышцы. Но нельзя думать, что остальные 75% энергии, превращающейся в тепло, — физиологически бесполезны, как бесполезно тепло, которое рассеивается в машинах. В организме эти 75% идут на поддержание необходимого телу теплообразования. Вспомним, что главный согреватель тела — поперечно-полосатые мышцы. Даже при строго постельном режиме они дают неподвижному организму до 1000 калорий тепла в сутки. Многие процессы в организме (пищеварение, та же ферментация в тканях) требуют постоянной температуры 37—38°, а для поддержания ее нужен постоянный источник теплообразования. Значит, тепло в организме не рассеивается без пользы в пространство.

Отсюда расход энергии и на тоническое употребление мышц никак не может расцениваться подобно «утечке» в машине. К тому же вспомним, что для поддержания тонической деятельности требуются ничтожно малые частоты нервных импульсов, ничтожно слабые импульсы. Значит, крайне растянуты во времени и образование напряжений и само теплообразование.

Скорости расхода энергии для поддержания постоянной позы так малы, что часто ставили ученых втупик. Казалось, что, раз сократившись, мышца более не требует энергии совсем, а находится в напряжении только потому, что не имеет возможности расслабеть. В связи с этим уместно вспомнить понятие и термин Бейлиса, по которому тонус может сводиться не на «Contraction» и «Spannung», но на «Sperrung» — «запирание». Мышца в тонусе подобна подтяжкам или вантам в парусном такелаже: раз подтянутые ванты держат снасть без добавочных усилий. Так, по мнению Бейлиса, и мышца способна устанавливаться на сокращенное состояние и в нем удерживаться надолго без траты энергии.

Какие же силы ее могут удерживать в сокращенном состоянии? Первое естественное предположение — что «шперрунг» удерживается за счет

вязкости, вискозности, или внутреннего трения в веществе мышцы. Мы знаем, что вязкость мышцы можно изменить, например, массажем. Под влиянием импульсов, изменяющих вязкость, мышца тоже то «расплавляется», то «затвердевает», — устанавливает различные степени внутреннего трения.

Задачей этих «шперрунгов» является долговременное поддержание стойки тела в поле силы тяжести, для чего не требуется больших напряжений. Если же человек активно держит тяжесть, хотя бы и вполне неподвижно, то это уже не «шперрунг», а активный изометрический тонус, при больших же нагрузках — изометрический тетанус.

Яркие примеры «шперрунгов» дает сравнительная физиология. Б е й л и с указывал, что у анодонты можно с большими усилиями приоткрыть створки раковины, растянуть замыкающую мышцу до произвольной степени — и она закрепится в этом новом положении, т. е. мышцы анодонты способны закрепляться на различных степенях своего растяжения и оставаться часами, поддерживая привешенные грузы (до 1 кг) без каких-либо признаков утомления, а, главное, без увеличения газообмена. Можно думать, что тоническая реакция мышцы, вызванная слабыми редкими импульсами с частотою 20—25 в секунду и инерционно поддерживающаяся еще и тогда, когда частота импульсов постепенно снизилась до 6—5 в секунду, при известных условиях способна непрерывным переходом продолжиться в «Sperrung». Поза продолжается, эксплоатируя вязкость при добавке очень редких и очень слабых импульсов со стороны нервной системы.

Мы интересовались мышцей, как теплообразователем.

Совсем кратко скажем, что можно уследить похожие закономерности и в нерве, но совсем в иных соотношениях.

Если в мышце в ответ на самый краткий пороговый импульс образуется на 1 г мышцы 0,0033 cal во время начального теплообразования, то на отдельный приступ возбуждения в нерве образуется тепла в 10 000 раз меньше.

(Легко представить, каких трудов стоило измерить эти величины и отделить их от побочных влияний настолько, чтобы быть уверенным в физиологической природе такой порции отдаваемого тепла.)

Скоро обнаружилось, что и в отношении нерва приходится говорить о «начальном» и «задержанном» теплообразовании. Только здесь оно совсем иначе распределено во времени: лишь 4% идет на начальное и 96% на задержанное теплообразование. И если вначале была попытка отождествить смысл начального теплообразования с таковым же у мышцы, то уже эти проценты указывали на иную природу его.

Вспомним три фазы тока действия (рис. 6):

1) «спайк», выражающий большой отрицательный потенциал; длится доли сигмы;
2) положительный потенциал и
3) вновь отрицательный потенциал.

Г а с с е р в 1938 г. нашел, что начальное теплообразование «а» в нерве приходится не на спайк (*sp*) и не на примыкающую к нему следовую электроотрицательность (*an*), а на позитивный потенциал (*ap*); задержанное же теплообразование «b» приходится на длительный второй отрицательный потенциал тока действия (an_{II}). При этом задержанное теплообразование может совсем не проявиться, если нерв находится в неблагоприятных условиях (наркоз, отсутствие кислорода и т. д.).

Спайки настолько физиологически самостоятельны, что они в течение многих часов могут протекать без заметного изменения и утомления.

При помощи чего передается возбуждение в нерве, т. е. нервная сигнализация?

Конечно, при помощи спайков, т. е. начальных отрицательных потенциалов. И если только 4% тепла приходится на начальные и главные фазы возбуждения нерва, то это одно уже говорит нам, что здесь нет химических реакций. Хилл нашел, что этот процесс есть лишь сдвиг ионов, — чисто физико-химический процесс.

Выходит, что нерв для текущей своей работы в организме, для производства сигнальных спайков в химическом расходе не нуждается.

Для чего же здесь этот хвост в виде задержанного теплообразования, которое обусловлено наверное химическими реакциями?

Химические реакции в нерве требуются для поддержки долговременных архитектур. Эти архитектуры способны без заметной порчи чрезвычайно прочно и долго служить для проведения спайков, но все-таки постепенно изнашиваются.

Какова природа спайка? Надо полагать, что это поляризационный и деполяризационный процесс, передвижка ионов. Нерв может неутомимо поддерживать эти процессы, т. е. длительно производить ряды спайков, а стало быть, и осуществлять сигнализацию.

Вернемся к понятию лабильности. Оно является для нас параметрическим понятием, т. е. тем, что дает возможность измерять и что доступно измерению.

В привычном обиходе у химиков под лабильностью понимают простую изменчивость. Говорят, например, что альдо-форма соединений лабильна, т. е. изменчива, тогда как кето-форма стабильна и прочна.

Мы же говорим, что нерв более лабилен, чем мышца, однако это никак не значит, что он более изменчив в своих функциях, чем мышца.

Причина таких, как будто противоположных, толкований лабильности в действительности очень проста и незамысловата. Когда у химиков дело идет о мономолекулярных реакциях, то ясно, что, чем деятельнее реакция, тем она более скоро изменит исходное вещество. Здесь лабильность и изменчивость совпадают. Но это так только для простейшего случая. В физиологии отдельные мономолекулярные реакции — редкие исключения. Для физиологии типичны не одиночные реакции, но циклы, т. е. цепи сопряженных реакций с возвратом в исходное положение. И здесь та же самая логика заставляет говорить, что, чем скорее цикл возвратится в исходное состояние, тем выше лабильность и тем прочнее будет обеспечено исходное состояние.

Физиологическая лабильность — это относительная скорость возврата в исходное состояние.

Какую реакцию в ткани по скорости протекания надо считать за характеристику лабильности? Ту, которая для данной ткани наиболее физиологически специфична. Для нерва, мышцы — это будут спайки. Наиболее точным будет здесь электрическое измерение количества спайков в единицу времени. Дело пойдет о максимуме числа спайков, который нерв способен вместить в единицу времени, это приблизительно 500 спайков в секунду. Таково математическое выражение лабильности.

Есть основание сказать, что нерв неутомим: лабильность в нерве может держаться на одном уровне в течение многих (10—12) часов при постоянном раздражении. И только с умиранием нерва наступает падение лабильности. Но это — уже не утомление, а смерть, вызванная часами пребывания в препарированном состоянии, при прогрессивном изменении структур нерва, оторванного от своей клетки. Относительно огромное задержанное теплообразование нерва должно скрывать в себе какие-то физиологически важные дополнительные реакции обмена веществ специального назначения. В 1934 г. Ухтомский высказал предположение, что именно здесь, в фазу задержанного теплообразования происходит выделение тех спе-

циальных инкретов нервного субстрата, которые поднимают лабильность действующего субстрата на ходу его работы. Дело идет о выделении не «медиаторов» (посредников нервной сигнализации), но инкретов — мобилизаторов лабильности в действующем субстрате, который на ходу действия приобретает способность проводить более высокие ритмы, чем было до работы и в самом начале работы.

ЛЕКЦИЯ X

ПАРАМЕТР ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБИЛЬНОСТИ

Мы пришли к выводу, что во всякой ткани важно знать относительную скорость завершения цикла возбуждения, знать лабильность, т. е. «скорость, с которой ткань, отреагировав, способна вернуться к исходному положению». Если раздражение придет раньше, чем ткань вернулась в исходное положение, она не сможет возбудиться, т. е. не будет готова реагировать попрежнему. Целые ряды импульсов будут проходить без очередной реакции, если частота их превышает лабильность ткани. Еще раз подчеркнем: чем лабильнее ткань, тем менее она изменчива в своей первоначальной функции, т. е. функционально более устойчива и менее утомима.

Чем скорее реагирует ткань, тем меньше нужно время, чтобы после приложения раздражающего электрического тока началось возбуждение. Этот минимальный интервал времени, потребный для того, чтобы раздражающий ток успел произвести в ткани те изменения, которые необходимы для возникновения в ней «тока действия», немцы называют «Nutzzeit», французы — «le temps utile» — «полезное время». Полезное время обратно пропорционально силе раздражения.

Минимальную силу раздражающего тока, которая способна вызвать видимое возбуждение, мы называем пороговою силою раздражения. Усиленный вдвое пороговый ток вдвое сократит и полезное время. Вот это время, вдвое более короткое, чем то, которое было при пороговой силе тока, — очень удобно для характеристики лабильности ткани, т. е. для измерения быстроты возникновения возбуждения. По предложению Лапика оно называется «хронаксия» (время τ). Значит, хронаксия — это время скрытого возбуждения при раздражении ткани таким током, сила которого вдвое больше пороговой.

Примеры хронаксии:

для *m. sartorius* лягушки	τ = 0,00035 сек
» » » жабы	» = 0,00058 »
» седалищного нерва лягушки	» = 0,0003 »
» » » жабы	» = 0,0008 »
» *m. gastrocnemius* лягушки	» = 0,0003 »
» » » жабы	» = 0,0009 »
» мышцы клешни краба	» = 0,0011 »
» сердечной мышцы лягушки	» = 0,003 »
» пучка Гиса в сердце лягушки	» = 0,009 »
» сердечной мышцы черепахи	» = 0,009 »
» пучка Гиса в сердце черепахи	» = 0,029 »
» сердечной мышцы собаки	» = 0,002 »
» пучка Гиса в сердце собаки	» = 0,006 »
» гладкой мышцы желудка лягушки	» = 0,1 »

Человеческие мышцы:

флексоры руки	τ = от 0,00016 до 0,00008 сек
экстензоры »	» = от 0,00032 до 0,00016 »

Изменения величины хронаксии по мере онтогенетического созревания человека:

	новорожденный	взрослый
m. deltoideus	τ = 0,0011 сек	τ = 0,00008—0,00016 сек
» *biceps brachii*	» = 0,0011 »	» = 0,00008—0,00016 »

В первом приближении можно сказать, что, чем скорее субстрат способен впадать в состояние возбуждения, тем скорее он и освобождается от состояния возбуждения.

Можно характеризовать лабильность, как степень инерции, понимая ее физиологически, в смысле большей или меньшей протяженности активного состояния во времени. Высокая инерция — это малая способность освобождаться от начавшегося возбуждения.

В некоторых тканях наблюдается, что рост лабильности в эволюции связан с упрощением химизма самого состояния возбуждения. Это упрощение выражается в том, что уменьшается количество химических реакций, участвующих в акте возбуждения, или даже они замещаются физическими процессами («вырождаются» в физический процесс).

Когда процесс возбуждения в ткани представляет собою сложный ряд химических реакций, увязанных между собою, лабильность ткани не может быть высокой. С увеличением лабильности ткани наблюдается сокращение ряда химических реакций, или даже большее или меньшее замещение их физическими процессами. Вместе с тем уменьшается зависимость эффектов от колебаний температуры, ибо снижается температурный коэффициент реакций.

Физиологическое значение лабильности. Чем чаще во времени ткань способна возвращаться в исходное положение, т. е. принимать после возбуждения такое состояние, как будто ничего с нею не происходило, тем чаще она будет способна встречать вновь приходящие раздражения с постоянной способностью к реакции и тем более частые изменения в окружающей среде она будет способна рецепировать. Если ткань работает «лениво», т. е. медленно впадает в состояние возбуждения и медленно же освобождается от состояния возбуждения, она может быть на высоте текущих событий лишь в том случае, если эти события в свою очередь изменяются медленно. Гладкая мускулатура желудка и кишечника мало лабильна и реагирует медленно соответственно относительно медленным темпам процессов переваривания и транспорта пищевых масс.

В недавнем прошлом мы встречались в учебниках с обобщением, что гладкие мышцы, реагирующие медленно, иннервируются всегда с симпатических нервов, тогда как полосатые мышцы иннервируются непременно с центральной нервной системы.

В эволюционной физиологии ясно видна возможность замены гладкой мышцы на поперечно-полосатую и обратно. Пример: цилиарная мышца глаза, регулирующая изменение формы хрусталика, у людей — гладкая, у млекопитающих вообще тоже гладкая, а у хищных птиц — поперечно-полосатая. Ястреб с высоты бросается на мышь и с громадной быстротой осуществляет аккомодацию глаза, чтобы не потерять цель из поля зрения. Требуется очень быстрое реагирование глаза, и аккомодационная мышца перестраивается в поперечно-полосатую. Наоборот, известно, что вырождающаяся скелетная мышца проходит через гладкое состояние. Стало быть, независимо от анатомической увязки с тою или другою системою иннервации, мышца может перестраиваться то на более, то на менее лабильный тип в связи с физиологической задачей — реагировать на более медленно или более быстро протекающие изменения среды.

Различная лабильность нервной клетки и ее частей. Гистологическая единица нервной ткани — неврон: протоплазматическое тело клетки с ее дендритами и аксоном.

В невроне мы имеем поучительное сочетание: с одной стороны — протоплазматическая масса клетки со сложными химическими процессами ее метаболизма и с тонкой «химической организацией», обеспечивающей

регулярное протекание этих сложных и разнообразных процессов; с другой стороны — невроаксон, который настолько упрощен в своей работе, что процессы в нем стали почти физическими.

Одна и та же гистологическая единица слагается здесь из весьма различных физиологических приборов, одни из которых опираются на очень сложный, громоздкий обмен веществ, в других — обмен веществ чрезвычайно упрощен и сведен на минимум. В невроаксоне, этом органоиде нервной клетки, состояние возбуждения упрощено до такой степени, что стало почти физическим процессом. Вспомним: Q_{10} — коэффициент ускорения химических процессов при нагревании на 10° С. Для протоплазматического тела нервной клетки он равен 3 и 4; для аксона он 1,3 — т. е. для тела нейрона он типично-химический, для аксона он если не чисто-физический, то физико-химический с преобладанием физического.

Этот пример показывает, что упрощение состава возбуждения ведет к повышению лабильности. Аксон упрощает в себе процессы до последовательных электрических разрядов, и этим достигается наибольшая лабильность. Нужно помнить, что, изучая нерв в отдельности, мы имеем дело не с клеткой, а лишь со служебным ее аппаратом. Отрезая нерв, мы часто забываем, что получаем препарат, уже оторванный от клетки, лишь фрагмент клеточной жизни, фрагмент функционально крайне специализированный и обедненный в своих рабочих возможностях.

Итак, уже отдельный нейрон — система приборов разной лабильности.

Выделив невроаксон, клетка приурочила к нему большую лабильность, упростив в нем содержание процесса возбуждения до крайности, сама же осталась относительно медлительной в своих реакциях, т. е. в процессах накопления и разрешения состояния возбуждения. Каков физиологический смысл такой асинхронности?

Если бы все ткани организма были синхронны в своих возбуждениях, то, вероятно, все внешние влияния и воздействия на организм проходили бы через организм почти совершенно незамеченными с его стороны, так как нигде в нем не встречали бы сопротивления. Не было бы возможности сопоставления, сравнения и обобщения, ибо внутри организма не было бы и относительного масштаба времени.

Для того, чтобы отметить во времени быстро идущие процессы, на их пути нужен элемент, по которому можно было бы сравнить, сопоставить, обобщить на некотором масштабе последовательно идущие интервалы возбуждения. Физиологически очень важно, что нервная клетка имеет возможность вместить в один и тот же интервал своего возбуждения целые ряды приходящих к ней сигнальных импульсов.

Например, чувствующие элементы сетчатки и зрительный нерв подают импульсы относительно с большой быстротой и частотой во времени; но биологический смысл этой изобильной сигнализации будет осуществлен постольку, поскольку в средних частях мозга и выше их будет возможно сопоставление приходящих кратких сигналов с относительно продолжительными интервалами возбуждения в ганглиозных клетках проводящих путей. Впрочем несомненно, что более медленно реагирующие аппараты могут как-то воспроизводить в себе более высокие ритмы, приходящие с более лабильных проводников. Более медлительные системы могут усваивать приходящие более высокие ритмы. Дело идет о синхронизации на ходу реакции приборов, которые по своей исходной природе асинхронны и станут опять асинхронны по миновании реакции.

Возвратимся к отдельному возбуждению в нейроаксоне. Это сигнал, который обрисовался, как кратковременный «ток действия», «спайк» — зазубрина на графике. Вслед за ним идет длинный «хвост этой кометы»,

низковольтные потенциалы, сопровождающие физико-химические процессы, направленные на восстановление долговременных архитектур нерва. Этот «хвост» и делает в нерве Q_{10} — несколько выше физического. Физико-химические процессы, следующие за током действия, могут быть отставлены во времени. Им соответствует «задержанное теплообразование». Какой же из этих моментов отдельной волны возбуждения в нерве играет роль собственно нервного сигнализатора? Нормальная физиологическая сигнализация в нервах представляет собою ряды многочисленных последовательных кратких электрических толчков продолжительностью в 1—2 σ. Они и отвечают «спайкам» нашего графика (рис. 6), т. е. деполяризационным процессам на структурах нерва. Что касается «хвоста» с его длительным течением, то при тетанусе на него успеют лечь целые ряды последовательных спайков. В 1934 г. Ухтомский впервые высказал мысль, что метаболические процессы, протекающие во время этих «хвостов», сопровождаются выработкой таких метаболитов, которые способны поднимать лабильность проводника для последующих спайков, т. е. улучшать условия поляризации и деполяризации в структуре нерва, ускорять протекание последующих спайков и тем самым содействовать усвоению более высоких ритмов возбуждения. Отсюда получает объяснение, как нервный путь может становиться более лабильным проводником на ходу реакции; т. е. как он, оказавшись асинхронным по отношению к задаваемому более высокому ритму импульсов, затем, по ходу работы, может втянуться в задаваемый более высокий ритм и стать синхронным с ним. Химический хвост, идущий за спайком, связан с выработкою гуморальных факторов, поднимающих лабильность субстрата и подготовляющих более выгодные условия для проведения последующих спайков. В нашей лаборатории очень ценные результаты в этом направлении получены Е. К. Жуковым в скромных экспериментальных условиях, едва сравнимых с теми, в которых работает Гассер в Америке. Тем важнее для нас подтверждение этих зависимостей в «Гарвеевской лекции» Гассера 1937 г.: «Если спайки являются гонцами нервной системы, — говорит он, — то следовые потенциалы, которые за ними идут, могут служить показателями скорости, с которой посылки будут получены».

ЛЕКЦИЯ XI

РАБОЧИЙ РИТМ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ЛАБИЛЬНОСТЬ

В прошлых лекциях мы определили параметр хронаксии, как важное средство для текущей оценки лабильности в ткани.

Мы имеем в организме ткани разной возбуждаемости, разных интервалов возбуждения, разной лабильности, и эти различия наблюдаются даже в одной и той же клетке — в разных органоидах ее.

Это создает известное затруднение в совместной работе тканей, но оно необходимо для того, чтобы быстрые сигналы могли сопоставляться, связываться между собою в субстратах с более длительными интервалами.

Спрашивается, почему в работе ткани или органа возбуждение развивается не сплошным непрерывным потоком, но представляет собою волновой ритмический процесс?

Еще Ньютон и Декарт пробовали представлять себе нервный процесс, как непрерывный поток. Открытая Дюбуа-Реймоном принципиальная ритмичность возбуждения казалась загадочной и требующей объяснения.

Что такое неколебательный стационарный процесс? (Например, поток воды.) Он по существу состоит всегда из двух более или менее уравновешенных процессов — притока и оттока. Если приток не вполне уравно-

вешен с оттоком — здесь уже начало для периодики и ритмования (вспомним из первых лекций пример с миганием пламени в плохо заправленной и потухающей керосиновой лампе). При несовершенной уравновешенности притока и оттока, при инерции и запаздывании одного из участников стационарный процесс неизбежно переходит в колебательный. К такому возникновению ритмического процесса еще больше возможностей в том случае, если система состоит из сложной цепи реакций, обладающих различной инерцией. Нужно очень небольшое нарушение равновесия для того, чтобы сплошной неколебательный процесс перешел в колебательный и ритмический.

В чем может быть практическая выгода ритмического процесса по сравнению со стационарным? Сердце, как насос, способно гораздо больше и легче для себя перекачивать жидкости, работая небольшими ритмическими толчками, чем если бы оно стало действовать сплошным напряжением; в этом мы убедились в главе о кровообращении. Железа в порядке ритмической деятельности успевает дать гораздо больше секрета из предложенного ей сырья, чем это удалось бы при однократном сплошном наибольшем напряжении ее обмена веществ. Подобно тому, — мы видели, — умеренный дыхательный ритм при небольших амплитудах приводит к большим результатам газообмена, чем наибольшая эксплоатация жизненной емкости легких на безвагусном животном. Для каждого отдельного органа можно говорить об особом, ему свойственном «рабочем ритме» (Arbeitsrythmus). Можно проследить под микроскопом ход гистофизиологических изменений в тканях по мере развития рабочего ритма в соответствующем органе. Методы прижизненного окрашивания и более деликатные способы определения коллоидного состояния дают возможность наглядно убедиться в периодических изменениях в клетках по ходу развития рабочего ритма. Ритмование активности в работе и в обмене веществ является физиологическим фактом самого общего значения. Разница — в продолжительности периода для различных приборов и тканей, в различных состояниях и в зависимости от различного содержания процессов в периоде.

К а к у в я з ы в а е т с я р а б о ч и й р и т м с э л е к т р и ч е с к и м и я в л е н и я м и в т к а н и? По мере того, как возрастают размеры тела (и в филогенезе и в онтогенезе), ритм вегетативных процессов замедляется. Это мы видели в работе сердца, убедились и на дыхании и в обмене веществ (потребление и ассимиляция при старении замедляются). Это обобщено в законе Макса Р у б н е р а: «Чем более увеличиваются линейные размеры организма, тем медленнее протекают растительные процессы в нем».

Совершенно обратное мы наблюдаем в нервных процессах: в них, по мере возрастания животного, скорость нервных процессов возрастает, дабы обеспечить нервные связи в большем организме с достаточной прочностью. Вспомним: чем толще невроаксон, тем быстрее должно быть проведение по нему. В этом мы убедились и на схеме Л и л л и: бо́льшие активные поверхности обеспечивают бо́льшие потенциалы. Мы видим, что рабочий ритм растительных процессов (Arbeitsrythmus) и ритмы нервных реакций, т. е. ритмы возбуждения (Erregungsrythmus) будут тем больше сталкиваться (в смысле дивергенции, расхождения их во времени), чем организм зрелее или чем животное крупнее. Значит, с увеличением размеров и с возрастом животного нервный аппарат его будет все чаще играть роль системы, навязывающей свой ритм, ускоряющей наличную темповку жизнедеятельности органов в порядке их стимулирования.

Теперь нам ясно, что у высших животных ритм возбуждения в органах связан главным образом с электрической передачей нервных сигналов,

а рабочий ритм органов — с химической деятельностью в тканях. Это ставит еще и еще раз вопрос о соотношениях между химическими влияниями и электрическими влияниями через посредство нервных сообщений.

В нерве химическая деятельность, процесс распада вещества — освобождения энергии (экзотермизм) падает по преимуществу на отставленную часть возбуждения (96% тепла).

Главную рабочую функцию в нерве, как сигнализаторе, несет самая первая электрическая волна — спайк; соответствующий ему тепловой эффект относительно ничтожен и достаточно объясним соответствующими ему во времени явлениями деполяризации и сдвигов ионов, т. е. физическими процессами по преимуществу. Во времени спайк длится всего 1—1,5 σ. Следующая за ним фаза следовой электроотрицательности длится уже до 3—10 σ, а дальнейшая фаза электроположительности длится до 12—30 σ. За ней следует продолжительная фаза вторичной электроотрицательности (см. рис. 6). Полное восстановление «покойного» состояния, согласно Гассеру, получается через 60—80 σ.

Сосредоточим внимание на собственно электрическом процессе нервного возбуждения. Он вызывает особый интерес, как фактор нервной сигнализации по преимуществу.

Вспомним, что такое электротон?

Возбуждающее действие имеет замыкательный катэлектротон, так как возбуждение возникает в том месте, где силовые линии выходят из субстрата (принцип Пельтье.) Возможно, что возбуждение явится на месте размыкательного анэлектротона, при условии, если ток был достаточно силен и долго действовал.

Отчего это? И нарушает ли это предыдущий принцип? Во время прохождения односторонне действующего тока ток передвигал ионы или даже целые молекулы путем катафореза, т. е. путем переноса веществ в направлении тока без их разложения. Тем самым он нарушил равновесие в распределении веществ, и в момент размыкания то, что было сдвинуто, будет возвращаться на свои места, т. е. произведенный током потенциал будет разряжаться в обратную сторону. И опять дело идет по правилу Пельтье! Электрический ток рождает возбуждение в том месте, где соответственные ему силовые линии будут покидать субстрат. Возбужденное место электроотрицательно по отношению к невозбужденному.

Ознакомимся с многолетними трудами школы Крэмера (Берлин), которые установили, как ориентированы силовые линии при протекании отдельной волны возбуждения (рис. 15 А). Место, где рождается возбуждение, отрицательно. В этом месте силовые линии выходят из субстрата; за этой головкой волны с каталектротоном сразу начинается хвост анэлектротона — область положительных зарядов, где входят силовые линии в субстрат, угнетая данное место субстрата анэлектротонически. Эта полоса физиологически как бы заметает дорогу пробегающей волны: за местом, где родилось возбуждение, лежит угнетение, депрессия, тормозное влияние (относительная рефрактерная фаза). Далее, часть пучка силовых линий, входящих в субстрат, принадлежит другому кольцу, расположенному за первым кольцом силовых линий. Это второе кольцо имеет меньшую густоту силовых линий, и в месте их выхода из субстрата имеется лишь повышенная возбудимость, но нет еще возбуждения.

Густое выхождение многих силовых линий соответствует спайку, головной волне, составляющей сигнал и импульс нервного возбуждения. За ним, в том месте, где линии входят в нерв, расположен положительный потенциал анэлектротонического угнетения, следующий за спайком.

Месту выхода второго пучка силовых линий соответствует следовой отрицательный потенциал, совпадающий с экзальтационной фазой. Небольшое количество относительно редких исходящих силовых линий в этом месте говорит за то, что здесь нового возбуждения, или спайка не получится, а будет лишь повышенная возбудимость, или, как назвал эту фазу Введенский, — фаза экзальтационная в противоположность предыдущей фазе угнетения, или фазе рефрактерной.

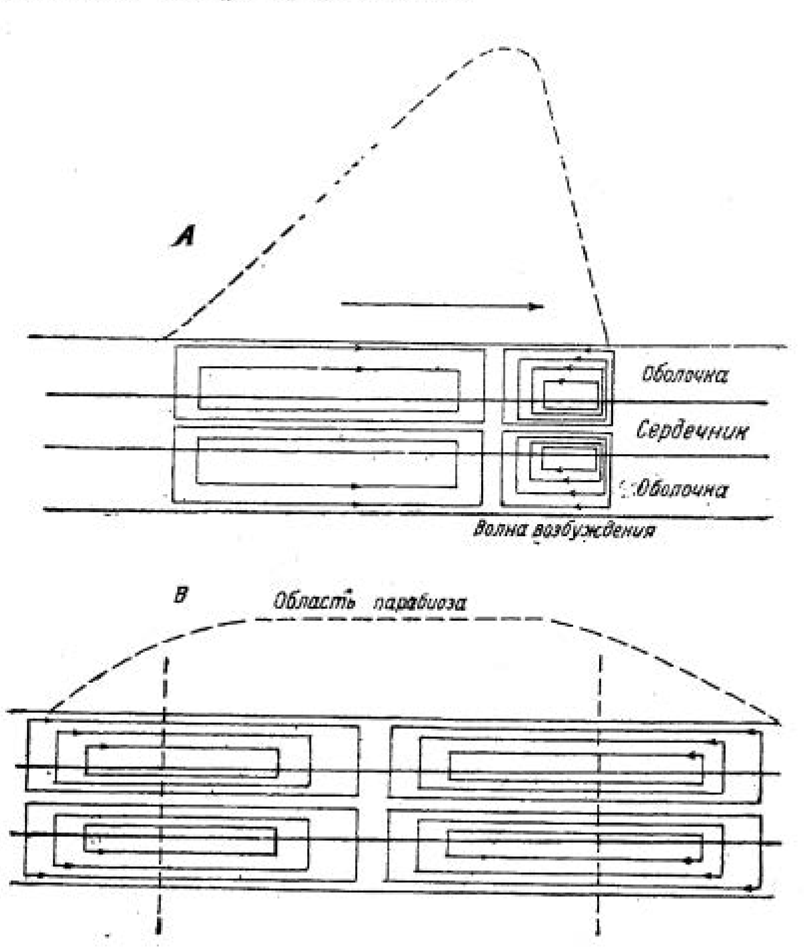


Рис. 15. Распределение силовых линий тока действия в отдельной волне возбуждения (по Кремеру) *(А)*. Распределение силовых линий парабиотического тока *(В)*.

Если последующее раздражение попадет на рефрактерную фазу, оно пройдет бесследно; если оно попадает на экзальтационную фазу, то эффект будет выше нормы.

Каждый отдельный момент возбуждения содержит в себе, таким образом, и каталектротонические и анэлектротонические области. За только что описанными фазами каталектротона и анэлектротона в отдельной волне возбуждения, по Крэмеру, следует тот «хвост кометы», в который входят собственно метаболические, химические процессы, сопровождающие отдельное возбуждение; и сюда же входят сравнительно более

затяжные во времени низковольтные потенциалы следовой позитивности (12—30 σ) и далее — вторичной следовой негативности (30 — 60 σ). Эти фазы, изученные Гассером, сопровождаются так же соответственными подъемами и упадками возбудимости, как это мы видели.

Понятие о парабиозе. Интересно теперь сопоставить эти данные с установками школы Н. Е. Введенского. Участок парабиоза — это измененный или альтерированный участок ткани; он является парабиотическим до тех пор, пока это изменение еще обратимо. Какое право имел Н. Е. Введенский сказать, что участок альтерированный есть участок возбуждения? Ведь возбуждение — волна, а здесь как будто бы налицо неподвижное местное изменение (холодом, высокой температурой, наркозом, кислотой, механическим щипком и пр.), т. е. имеется какое-то странное стационарное возбуждение, стоящее на месте.

Наблюдение за нагреваемым альтерированным участком показывает, что в нерве сначала усиливается дыхание, нерв в области альтерации становится щелочным (индикатор метилрот желтеет); затем средина пожелтевшего участка постепенно краснеет, значит здесь вещество нерва стало кислым. Вместе с тем развивается парабиотическое состояние, сопровождающееся черезполосицей кислого участка посредине и щелочных участков на флангах парабиотической области (О. И. Романенко, Е. К. Жуков). Типичный «парабиотический ток», устанавливающийся по мере развития парабиоза, направлен от флангов парабиотической области с выходом силовых линий из них и с вхождением их в самую парабиотическую область (см. рис. 15 В). Сопоставляя эту ориентировку силовых линий при развившемся парабиозе с Крэмеровской схемой силовых линий в волне возбуждения, мы видим, что разница будет в том, что в движущейся волне расположение линий асимметрично, а в области парабиоза оно более или менее симметрично. Затем, асимметричная комбинация склонна передвигаться, тогда как симметричная держится на месте. И затем еще: асимметричная комбинация с ее быстрым переходом все на новые и новые места связана с относительно экономной тратой потенциалов нерва, тогда как стоящая на месте симметричная комбинация углубляет расходование потенциалов нерва на одном и том же месте. Если эту углубляющуюся трату потенциалов на месте не прервать, парабиотическое состояние перейдет в смерть. Итак, мы находим немало сходных черт в движущейся волне возбуждения и в состоянии парабиоза, которое может рассматриваться как своего рода стоячая волна возбуждения. В связи с ее местным углублением она и граничит непосредственно со смертью, отличаясь от нее лишь обратимостью. Но она граничит и с нормальным возбуждением, отличаясь лишь степенью подвижности и большей или меньшей степенью симметрии электрических напряжений. Спрашивается, не связана ли различная степень подвижности с различной степенью симметрии напряжений причинною связью? (В. С. Русинов, М. П. Березина, Е. А. Гусева).

Чем менее лабильна ткань, тем медленнее она освобождается от состояния возбуждения, тем с большей инерцией возбуждение продолжается на месте, тем реже субстрат способен повторять свое возбуждение во времени в ответ на повторные стимулы из среды. И, согласно предположению Введенского, тем более приближается возбуждение к филогенетически древнейшим типам местного возбуждения.

ЦЕНТРАЛЬНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

ЛЕКЦИЯ XII

РЕФЛЕКТОРНАЯ ДУГА

В нашем курсе мы заняли нервом относительно столько места, сколько им занимались, — относительно много и детально, — в истории нашей науки.

Обнаружив, что на нерве можно получить точные, почти физические закономерности, ученые надолго задержались на нем. Здесь мы имеем пример того, как часто в научной работе средство становится целью; предполагая перейти от изучения нерва к рефлекторной дуге, ученые надолго останавливались на нерве, как таковом, и изучение нерва становилось для них специальною самоцелью.

Отправляясь от законов нервного возбуждения в проводнике, рассмотрим, что вносится в это возбуждение нервными центрами и органами чувств.

Как представлять сообщение между отдельными клетками?

Еще в прошлом веке противостояли друг другу теория контакта (Рамон-и-Кахаль) и теория континуума (Бете), т. е. непрерывности нервных элементов (проводящее вещество непосредственно переходит из одного нейрона в другой).

Рамон-и-Кахаль обнаружил, что нейроаксон имеет в своем концевом разветвлении, прилегающем к телу соседнего нейрона, специальные утолщения; подходя к поверхности и к дендритам другой клетки, веточки аксона уже заранее, еще до контакта, несут на себе варикозные утолщения и оканчиваются такими же утолщениями, головками (бутонами), в местах соприкосновения с новым нейроном.

Но вопрос о контакте до сих пор не решен, поскольку не выяснено, происходит ли по временам отхождение головок от соседнего нейрона. И даже при наличии этих головок возможно представить непрерывную протоплазматическую связь между разными нейронами, подобную той, которую мы знаем для клеток эпителия, несмотря на их структурную самостоятельность.

В этом вопросе о механизме соприкосновения нейронов особенно остро встал вопрос о способах передачи возбуждения.

После опытов Леви в науке возникла дилемма: или электрическая волна или химическая передача (т. е. возбуждение через химические медиаторы) имеет здесь место? Можно думать, что это противопоставление «или — или» не нужно и не обязательно. Таким путем мы уходим в формальные абстракции. Природа и научный опыт учат, что чаще всего недавнее «или — или» превращается в «и — и»; опыт учит, что факторы так или иначе увязаны друг с другом, если во всех наблюдениях следуют один близ другого. Тем самым они уже и не исключают друг друга! Вспомним, что «спайк» — деполяризационный процесс в нерве, который обеспечивается структурой нерва; это — физический процесс

высокой срочности и точности осуществления, тем самым обеспечивающий точную сигнализацию. Медиаторы — химические продукты — могут получаться лишь там, где есть обмен веществ при благоприятных температурных условиях. Медиаторы могут быть связаны только с «хвостом» нервного импульса, как метаболиты, подготовляющие дорогу для следующих спайков. Так, в ряду последующих импульсов может получаться постепенное улучшение функционального состояния субстрата; новый спайк находит субстрат несколько измененным в сторону большей скорости поляризации; поэтому отдельный спайк в последовательном ряде занимает собою все меньшее время (от 2 σ это время одного спайка может сокращаться до 0,5 σ).

Химические метаболиты, успевшие выработаться по поводу первых спайков в ряде, создают в проводящем пути более высокую лабильность. Отсюда естественный вывод: электрическое своим чередом, химическое своим чередом, каждое имеет свои особые черты и физиологическое значение.

На эту точку зрения А. А. Ухтомский встал в 1934 г., к сожалению, не имея достаточно деликатного оборудования для более простой демонстрации этих зависимостей.

Впрочем, достаточно показателен следующий опыт: представьте себе, что мышца получает нервные импульсы переменной частоты, находясь в условиях трансфузии через свои кровеносные сосуды то рингеровского раствора солей, то рингеровского раствора с добавкою тех или иных продуктов обмена веществ из тканей тела. Мы можем обычными способами определить оптимум частоты раздражения нерва, при котором в мышце получается наиболее выразительный тетанус, достигающий наибольшей высоты и воспроизводящий полностью ритм возбуждений соответственно ритму импульсов с нерва. Пусть это будет ритм в 180 импульсов в секунду, тогда как ритм в 200 и в 220 в секунду будет вызывать уже перебои и заглушения при прохождении к мышце, так как промежуточное звено на пути от нерва к мышце (мио-невральная передача) оказывается неспособной воспроизвести в себе и передать к мышце такой ряд импульсов, как 200 и 220, а тем более 250 в секунду. Убедившись, что ряд в 180 в секунду отвечает устойчивому оптимуму нашего препарата, мы начинаем пропускать через кровеносные сосуды его растворы с добавлением ацетил-холина, этого пресловутого «медиатора нервного проведения». Очень скоро оптимум частоты раздражения начинает смещаться со 180 к 200 и к 220 в секунду и выше с тем, чтобы потом вернуться на уровень 180, когда через сосуды пойдет опять чистый рингеровский раствор. Значит, при прибавлении ацетил-холина оптимум быстроты спайков перескакивал в районы бо́льших частот.

В прошлом году работы Бронка, Тоуера, Соланда и Лерреби установили следующее. Если раздражать нервы, идущие к нервному ганглию, и следить за возникновением эффектов в путях по другую сторону ганглия, можно видеть, что подпороговые импульсы, т. е. импульсы слишком слабые для того, чтобы ганглий стал на них реагировать и передавать их дальнейшим путям, становятся действительными и начинают выразительно стимулировать и ганглий и дальнейшие пути, как только ганглий получит небольшую дозу ацетил-холина. Вспомним, что в нерве момент выработки метаболитов и начало их воздействия на действующий путь приходится на «хвост», следующий за «спайком», т. е. на время развития следовых слабеньких потенциалов — после токов действия. И нам теперь будет понятна характеристика Гассера в 1938 г.: если «спайки» являются посыльными, отправляемыми в нервные пути, то следовые последействия говорят нам о том, с какою

скоростью посылки будут доставлены. Ацетил-холин в синапсах является фактором, повышающим и возбудимость и лабильность в проводящих приборах.

Приведем дословно формулу Гассера: «Если спайки могут быть названы гонцами, несущими сигналы, то следовые потенциалы являются определителями тех скоростей, с которыми сигналы будут доставлены».

Медиаторы, вырабатываемые в нерве, во время возбуждения создают в структуре нерва более выгодную поляризационную установку. Эта выгода заключается в следующем:

1) снижается порог возбудимости (возбудимость повышается); импульсы, до сих пор недействительные, подпороговые, становятся действительными, когда кровь подведет ацетил-холин;

2) если в синапсе ритм возбуждения вялый, и прежние ритмы импульсов поэтому не могли здесь быть воспроизведены, то подведенный ацетил-холин увеличивает лабильность, ритм возбуждений на месте повышается, импульсы становятся действенными, воспроизводимыми.

Такова медиаторная подготовка в путях проведения возбуждения в сторону повышения и возбудимости, в сторону повышения и лабильности.

Спинномозговые рефлексы

Каково наименьшее число нейронов, из которых возможно образование рефлекторной цепи?

Рефлекс — это реакция нервных центров в ответ на раздражение чувствующего нерва. Поэтому минимум потребных звеньев для осуществления рефлекса по прежним взглядам — два нейрона: один чувствительный, другой двигательный.

Но таких самостоятельных дуг в организме почти нет: в силу постоянного взаимного контроля между рефлекторными приборами центральной нервной системы необходимо допустить, по крайней мере, один вставочный нейрон, через который и осуществляется эта связь с другими рефлекторными дугами. Таким образом, минимальная рефлекторная цепь должна состоять, повидимому, из трех нейронов:

1) афферентный — приводящий, чувствующий,
2) вставочный,
3) эфферентный — выводящий, исполнительный.

В последнее время гистологи считают, что у человека есть и двухзвенные рефлекторные цепи, но их не более двух процентов из общего состава дуг.

Маршал-Холл первым подчеркнул, что нервы вступают в спинной мозг и выходят из него строго посегментно, соответствуя метамерии самого спинного мозга и позвонков. Надо догадываться, что каждому «поясу» нашего тела соответствует определенный участок спинного мозга.

Эти положения разработаны Шредер-Ван-дер-Кольком и Тюрком. Организм представляет собою отраженную в нервной системе параллель между дерматомерами и миомерами. Сегменту мозга с его корешками, т. е. каждому отдельному уровню спинного мозга, соответствуют определенные участки кожи и мускулатуры данного анатомического уровня; значит, каждый отдельный уровень в цепи миотомов и дерматомов имеет свой рефлекторный сегмент спинного мозга. В этом заключается понятие «ниво-рефлекса» (Niveau-reflex), т. е. рефлекса одного определенного анатомического уровня.

В общем спинной мозг представился, как сумма элементарных рефлекторных дуг, и возникла задача отыскать эти элементарные рефлексы, разложить на них совокупную нервную деятель-

ность. Какое количество спинного мозга является минимальным для осуществления ниво-рефлекса? Ван-Рейнберг (Голландия), послойно обрезая прилегающие к поясу передних конечностей части мозговой оси краниально (вперед) и каудально (назад) от этого пояса, нашел, что обнимательный рефлекс лягушки может поддерживаться цилиндриком спинного мозга в два миллиметра высоты. Очевидно, что в такой «минимум» мозгового вещества, еще способного поддерживать рефлекс, входит уже довольно много невронов. И притом, поддерживать рефлекс, однажды уже вызванный, — не значит обладать способностью инициировать рефлекторный акт с самого начала. Теперь мы знаем, что натуральный обнимательный рефлекс весенней лягушки предполагает непременную предварительную подготовку нервных центров гормонами, вырабатываемыми в области межуточного мозга.

(То, что обнимательный рефлекс лягушки является действительно рефлексом, доказал еще Спалланцани: разрушение головного мозга лягушки не уничтожало обнимательный рефлекс. Операция Ван-Рейнберга, конечно, не является убедительным доказательством, что это — ниво-рефлекс.) Рассмотрим несколько типических примеров спинномозговых рефлексов.

А. Коленный рефлекс. Впервые ниво-рефлекс был неожиданно найден в клинике на самом сложном объекте — на человеке. Установлено, что мышца, будучи подвергнута быстрому растягиванию, развивает в себе быстрое рефлекторное сокращение. Таков «коленный рефлекс». Четырехглавая мышца бедра слегка растягивается ударом по ее сухожилию ниже колена и ответом на это растяжение идет приказ центра из ближайшего сегмента спинного мозга к той же самой мышце, вызывая в ней ответное сокращение, которое компенсирует собою предыдущее растягивание.

(При нормальной возбудимости нервной системы сокращение очень невелико; поэтому по большому подбрасыванию ноги во время коленного рефлекса судят о болезненной возбудимости центров. Легко доказать, что это рефлекторное сокращение мышцы есть ответ на раздражение мышцы же: анастезия кожи на месте удара не прекращает рефлекса.)

Легко догадаться о физиологических последствиях подобных рефлексов в мышцах в ответ на деформации в этих последних. Всякое растяжение мышцы вызывает ответное стягивание ее. Это в точном смысле слова компенсационный рефлекс, играющий первостепенную важность для обеспечения устойчивости позы тела. Текущие условия нарушают позу — рефлекс восстанавливает ее.

Паул Гофман, подробно изучивший коленный и другие подобные рефлексы, объединил их в понятие Eigenreflex. Такие «эйгенрефлексы» являются наиболее ярким примером ниво-рефлекса и наблюдаются не только на четырехглавой мышце бедра, но и на многих других мышцах. В нормальном организме «мышечные веретенца» и другие нервные окончания в самих мышцах, их апоневрозах и сухожилиях оповещают центральную нервную систему о малейших растяжениях или сжатиях мышц, оповещают наиболее быстро, так как подобная проприоцептивная сигнализация обеспечивается самыми толстыми нервными волокнами. Из центральной нервной системы, в ответ на оповещение, этой же мышце идет приказ для восстановления исходной формы. Таким образом, удержание исходной формы, или позы тела в совокупности, осуществляется через проприоцептивную чувствительность и через соответствующие проприоцептивные рефлексы, деликатные, высоко организованные, обслуживаемые наиболее лабильными, наиболее неутомимыми, наиболее быстрыми по

*

сигнализации рефлекторными дугами, которые, в то же время, являются и кратчайшими аппаратами для «ниво-рефлексов» действующей мускулатуры.

ЛЕКЦИЯ XIII

СПИННОМОЗГОВЫЕ РЕФЛЕКСЫ

Наше изложение центральной нервной системы мы начали с анатомического принципа, разобрав метамерное строение мозга. Это нас привело к анатомофизиологическому понятию иннервационного уровня по мысли Ван-дер-Колька, Тюрка и др. Сегмент, кроме анатомической единицы строения, означает также физиологическую единицу. Отсюда возникла задача найти элементарные физиологические единицы нервной деятельности — простейшие рефлексы уровня, чтобы потом, суммируя все найденные рефлекторные дуги, получить общую картину нервной деятельности.

Правда ли, однако, что нервная работа может быть сведена к сумме рефлексов? Замечательно, что ниво-рефлекс, когда он был наконец найден, оказался далеко не элементом, не исходной единицей, а одним из высших продуктов нервного развития; он — продукт филогенетически поздней и высокой дифференцировки, это — аппарат высокого совершенства, высокой отчетливости, высокой скорости и лабильности сигнализации. Эта быстрота действия, бесперебойность ритма, отсутствие адаптации, машинность, шаблонность работы даже наводили ученых на подозрение, что это — не рефлекс, а реакция периферического нервно-мышечного аппарата, т. е. возбуждения не успевают дойти до центра, и мышца сокращается без влияния центра.

Прежде чем разбирать этот вопрос, ознакомимся с некоторыми терминами.

Адэкватным называется биологически соответственный раздражитель, в отличие от искусственных лабораторных раздражителей; адэкватными для данной клетки является тот раздражитель, к которому она исторически приспособилась в своей биологической деятельности. Еще Маршал-Холл (1830-ые годы) указывал на грубость и неестественность лабораторных раздражений нервов током; он ставил задачу: к каждому рецептору подобрать адэкватный раздражитель. Вспомним, какое интересное открытие сделали Геринг и Бреуер, последовав в свое время требованию Маршал-Холла. Изучая иннервацию дыхания, вместо электрического раздражения блуждающего нерва током, они подыскивали в дыхательной периодике адэкватные раздражители для нервов: растягивая легочный мешок шире известной границы, этим самым они добивались воздействия на дыхательный центр импульсами, возникающими в блуждающем нерве. Под действием этих импульсов с растянутого легочного мешка дыхательный центр посылал приказ: «Довольно растягивать, начать сжатие мешка!» Инспирация рефлекторно вызывала экспирацию, т. е. сама себя ограничивала и вызывала свою противоположность. Раздражение электрическими токами выпрепарованного блуждающего нерва было далеко от адэкватного способа стимулирования, приводило к крайне сложным картинам и противоречиям, которые стали понятны лишь после того, как найденные результаты адэкватного раздражения и адэкватных рефлекторных эффектов выяснили принципы дыхательной регуляции.

Вернемся к вопросу: является ли коленный рефлекс действительно рефлексом? Решая этот вопрос, исследователи расчленяли процесс на несколько фаз и измеряли продолжительность каждой фазы:

а) «общее время рефлекса»;

б) «центральное время», т. е. то время, которое потребно на центральный процесс, на прохождение через мозг; это время Вундт назвал «приведенным временем»;

в) периферическое время, т. е. общее время за вычетом времени центрального проведения.

Измерение этих фаз для коленного рефлекса дало следующие результаты:

а) общее время рефлекса = 7,0 — 8,5 σ;

б) время центрального проведения, или, как его называют англичане, «время центральной задержки» оказалось = 2 σ.

Чтобы измерить его, определяют отдельно скорость прохождения по чувствующему нерву (= 4,4 σ), по двигательному нерву (= 2,1 σ), что в сумме дает 6,5 σ; это есть периферическое время. Вычтя это время из общего времени рефлекса, получали 2 σ для времени собственно центрального проведения. И эти 2 σ при повторении рефлекса могут еще сокращаться до 1 и до 0,5 σ.

Эта картина при повторных измерениях воспроизводится с удивительной точностью и допускает частоту проведения до 75 рефлексов в секунду и выше, без каких бы то ни было признаков адаптации и ослабления эффектов.

Характернейшая черта эйгенрефлекса в том, что он работает без адаптации. Адаптация наблюдается во многих органах и рецепторах; биологическая целесообразность ее в экстерорецепторах очевидна: выйдя на свет из темной комнаты, мы «ослепляемся», но скоро эффект от сильного, ослепляющего раздражителя приводится к нулю — глаз получает возможность работать и различать и при ярком свете. Или пример адаптации в области обоняния: к величайшему счастью, она для обоняния очень велика; и только поэтому, например, в выгребной яме мы получаем возможность работать часами. Но у эйгенрефлексов биологически целесообразным является именно отсутствие адаптации. Ведь эйгенрефлексы являются рефлекторно активным средством сопротивления деформации ради поддержания постоянной позы, т. е. они все время должны опираться на неизменно бдительную рецепцию малейших деформаций в мышцах по поводу, например, колебаний центра тяжести тела. Тяжесть — самое неизбывное и постоянное поле, от которого (наряду с электромагнитным полем) ни одно существо никогда на земле не освобождается. Эйгенрефлексы обеспечивают активное удержание положения в этом постоянно действующем поле. Адаптация привела бы здесь к упадку бдительности в отношении текущих колебаний центра тяжести и к неизбежному нарушению позы. Перейдем к следующему типическому рефлексу спинного мозга.

В. Рефлекс экстензорного толчка. Прикосновение к ладони или подошве младенца вызывает движение в сторону раздражителя — стремление схватить, усилить соприкосновение с предметом.

Это производится отчасти тоже при участии эйгенрефлекса (разгибатель ступни отвечает на растяжение при легком надавливании на подошву). Но на эйгенрефлекс здесь наложен дополнительно экстерорецептивный рефлекс, вызванный кожной чувствительностью подошвы. Доказательство: если анестезировать кожу на подошве ступни, рефлекс почти не получается. Биологическое значение этого рефлекса — сближение с раздражителем, стремление сблизиться с ним, схватить, ощупать, чрезвычайно важно для уточнения и расширения ознакомления с миром. Если бы у животных преобладали болевые рецепции и, соответственно, защитные рефлексы, иными словами, если бы животные и мы за ними норовили от всего отстраниться и поскорей ликви-

дировать раздражения среды, рецепция не могла бы расширяться и развиваться, она редуцировалась бы, как это и наблюдается у паразитических форм.

С. Сгибательный рефлекс. В отличие от предыдущего рефлекса экстензорного толчка он заключается в отдергивании конечности при болевом раздражении. Пример: коснемся той же подошвы или ладони, но не пальцем, а иглой. Конечность отдернется движением сгибания ступни или кисти. Возбуждение при этом рефлексе склонно сильно иррадиировать, т. е. оно быстро распространяется на ближайшие нервные центры; это скажется в том, что в рефлекторный ответ легко вовлекается вся конечность, а именно: сгибание распространяется на колено и вертлюг, или на локоть и плечо.

Познакомимся с термином «рецептивное поле рефлекса». Шеррингтон (Англия) назвал так ту анатомическую область в теле, раздражением которой вызывается данный рефлекс.

Для коленного рефлекса рецептивное поле заключается в мускулатуре; для рефлекса экстензорного толчка — оно лежит в небольшом участке подошвы или ладони; рецептивным полем сгибательного рефлекса является вся поверхность данной конечности со всеми афферентными нервами, в ней начинающимися.

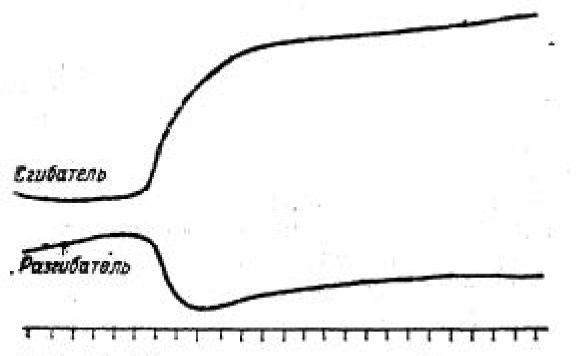


Рис. 16. Запись одновременных рефлекторных эффектов в антагонистических мышцах, действующих на локтевой сустав макаки (по Шеррингтону).

Сгибательный рефлекс является примером защитного рефлекса. В этом мы убеждаемся при раздражении любой части его рецептивного поля. При легком безболезненном раздражении паховой складки сгибательного рефлекса не получим, вместо него получится разгибание; но болевое раздражение и здесь дает сгибательный рефлекс. Мы убеждаемся, что та же поверхность раздражения, — но при ином качестве раздражения, — вызывает уже иной порядок возбуждения мышцы.

Следующая характерная черта сгибательного рефлекса заключается в том, что он выразительно связан с реципрокной (соотносительной) иннервацией в мускулатуре. Анатомические антагонисты при их центральной иннервации не борются между собой. Между сгибателями и разгибателями не происходит механического конфликта, и не механическим преобладанием того или иного анатомического антагониста решается дело в пользу текущей флексии или экстензии в руке и ноге. Нервная система управляется внутри себя так, чтобы не допустить борьбы на периферии, предохранить организм от этой бесполезной траты энергии на местах. Нервная система скорее допускает конфликт импульсов и борьбу внутри себя в межцентральных отношениях.

Еще центрально мышцы увязаны так, что в то время, когда один антагонист (например сгибатель) возбуждается и сокращается, другой антагонист (разгибатель) — затормаживается и расслабевает (рис. 16).

Рефлекторный тетанус флексора связан с одновременным расслаблением экстензора. Так осуществляется спинальная увязка в работе мышц

антагонистов при сгибательном рефлексе независимо от какого-либо участия головного мозга.

D. Локомоторный рефлекс. Через посредство сгибательного рефлекса мы можем проследить переход от местного рефлекса в сложный рефлекторный ряд локомоторных движений (рис. 17).

У собаки перерезается спинной мозг так, чтобы отделить поясничный отдел мозга и задние конечности от контроля головного мозга. Затем на одной из конечностей вызывается сгибательный рефлекс. Сгибание одной ноги вызывает разгибание симметричной ноги; но как только разгибание переходит известную границу — начинается противоположный процесс, сгибание. Теперь на первой ноге, которую мы раздражали, будет протекать разгибание. Это попеременное сгибание и разгибание будет продолжаться в течение долгого времени, десятками минут.

Фрейсберг (Германия), впервые получивший этот локомоторный рефлекс, назвал его Pendelbewegung («маятниковое движение»); англичане назвали этот процесс Marktime-reflex, т. е. «рефлекторный отметчик времени». Названия подчеркивают правильность рефлекторного ритма в этом эффекте.

Засняв движение маятникового рефлекса на кинопленку и изучив его детально по анализу последней, убедились, что оно гомологично шаганию (Филлинсон).

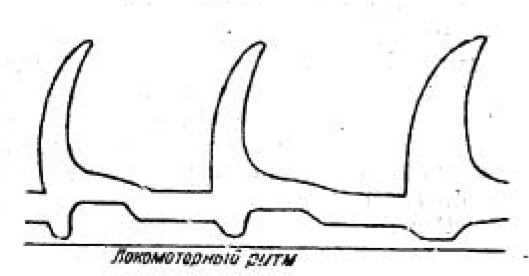


Рис. 17. Запись одновременных эффектов в антагонистических мышцах коленного сустава кошки при локомоторном движении без искусственного раздражения (сверху m. semitendinosus, снизу m. vastus medius) (по Введенскому и Ухтомскому).

Таким образом, координированное локомоторное поведение конечностей обеспечивается еще с поясничных этажей спинного мозга. Гладкими переходами сгибательный рефлекс переходит к локомоторному шаганию или к бегу. (Раздражения хвоста могут регулировать ритм этого движения от редкого «шага» до быстрого «бега» и «галопа».)

Если отпрепарировать те же антагонисты на другой ноге, то получим, что центральная увязка существует не только для антагонистов на одной ноге, но распространяется на мускулатуру обеих ног; тетанусу флексора одной ноги соответствует одновременное расслабление флексора же другой ноги.

Основное, что надо помнить при проработке этой лекции: все рефлексы, какие мы рассмотрели, происходят без участия головного мозга.

ЛЕКЦИЯ XIV

КООРДИНАЦИЯ СПИННОМОЗГОВЫХ РЕФЛЕКСОВ

Для удобства запоминания мы сцепили рефлексы в закономерно развивающийся ряд, проследили переходы от коленного рефлекса — ниво-рефлекса — до сгибательного рефлекса. Видели, как интенсивный сгибательный рефлекс подготовляет акт, противоположный себе, и этим создается переход местного рефлекса в сложный локомоторный акт. Локомоторный рефлекс напоминает нам аналогичное положение из лекции о дыхании: там вдох подготовляет выдох в силу тех же отношений в реципрокной (соотносительной) иннервации. На эту аналогию в иннервации антагони-

стических мышц локомоторного прибора и дыхательного аппарата указал еще Мельцер в 1882 г.

Близкие отношения мы найдем и в следующем типе рефлекса: чесательном рефлексе.

Ведем ниткой по коже спящего человека; вполне адекватное раздражение, соответствующее, например, ползущей вши. Это нежное, но настойчивое раздражение с кожи может быть еще подпороговым. Но от самого слабого ритмического раздражения суммация впечатлений уже начинается. И когда в чувствующем окончании накопится достаточный для наступления импульсов возбуждения потенциал, к центру пойдет по нерву ряд волновых импульсов и рефлекторно вызовет серию ритмических движений конечности — чесание. Таким образом, чесательный рефлекс дает нам яркий пример суммации подпороговых эффектов. Суммация эффектов от слабейших раздражителей может происходить в течение значительного времени.

Так же накопляется, например, эффект от слабейших раздражений вследствие шелушения эпидермиса в кожном покрове, когда возникает местное ощущение: «чешется», без видимой причины. Оно было загадочным до 1931 г., когда были установлены Эдрианом в кожных рецепторах длительные состояния возбуждения, накопляющегося постепенно, по поводу слабейших стимулов, и затем разряжающегося в афферентные пути. Что касается чесательного рефлекса, Шеррингтон показал, что после слущения верхнего слоя эпидермиса в рецептивном поле этого рефлекса на глубину 1 мм — рефлекс уже не вызывается.

Рецептивное поле чесательного рефлекса установил Шеррингтон на собаке без головного мозга. Оно оказалось очень обширным, охватывая собою шею, лопатки, спину и бока животного, опускаясь границами с шеи и лопаток на грудь и живот и поднимаясь затем на поясницу к корню хвоста. Нужно учесть, что эта область кожи еще больше, когда не удален головной мозг и сохранена чувствительность головы и лица. Часть этого поля (за лопатками) является «преимущественным местом» для вызова чесательного рефлекса, т. е. с этой области он воспроизводится особенно точно и безошибочно.

Каков путь иррадиации чесательного рефлекса? Для сгибательного рефлекса иррадиация прежде всего распространялась на симметрическую ногу для разгибания ее. Здесь же, в то время, как одна нога пригибается к туловищу для чесания, симметричная нога впадает в длительное тоническое разгибание. Биологический смысл такой иррадиации: обеспечить опору тела на время чесания.

Отмечается, что чесательный рефлекс особенно требователен к адекватности раздражителя: подобрать для него искусственный раздражитель возможно, но очень трудно. Только строго определенный характер электрического тока, приложенного к коже, или пучок света собирательной линзы на определенном расстоянии может вызвать чесание; но малейшее изменение раздражителя уже не дает рефлекса.

Координация рефлексов. Старая физиология считала, что координации рефлексов в пределах спинного мозга нет, рефлекторные дуги здесь между собою независимы, поскольку головной мозг в этих рефлексах не участвует, а в спинном мозгу самом по себе нет никаких координирующих механизмов.

Уясним точный смысл слова «координация». Термин становится ясным, если обратимся к точной науке и вспомним основное определение и свойства координат точки: они соподчиненно между собою изменяются при движении точки. «Соподчинение» величин — вот основной смысл термина «координация».

Старая физиология предполагала: для того, чтобы рефлексы протекали между собою соподчиненно, должны быть даны специальные «центры координации». Так как собственно в спинном мозгу их не находили, то считали, что рефлекторные цепи всех спинномозговых рефлексов действуют независимо друг от друга.

Однако мы видели, как тесно увязаны между собою рефлексы, получаемые еще с поясничного отдела, как они переходят друг в друга, развиваясь по принципу реципрокной иннервации. Значит, имеется соподчинение рефлексов еще и в поясничном мозгу. Как же оно осуществляется в спинном мозгу?

Еще в школе Людвига было уловлено количественное преобладание в спинном мозгу чувствующих нервных клеток над двигательными; и чем выше этаж мозга, тем большим оказывается это преобладание.

Физиологическую значимость этого преобладания впервые уяснил Шеррингтон (в 1904—1906 гг.).

Представив огромное рецептивное поле чесательного рефлекса, мы видим, как велико должно быть здесь количество чувствующих окончаний и путей. Но одновременно с чувствующими элементами чесательного поля на двигательные приборы той же ноги могут действовать чувствующие пути и других рецептивных полей, например, сгибательного рефлекса. Яркая картина такого одновременного действия с рецептивных полей: собака бежит от болевого раздражения ноги (сгибательный рефлекс перешел в локомоцию); в это время ее кусает блоха; пока собака пробует одновременно и бежать и чесать — получаются только беспорядочные движения. Чтобы был практический толк, ноге нужно отвечать на что-нибудь одно: или бежать или чесать. И когда увидим, что собака приспособилась: пробежит немножко, остановится, почешет или хотя бы дрыгнет в воздухе лапой несколько раз, и опять побежит, — это уже покажет, что произошла сложная увязка сталкивающихся в ноге рефлексов в их протекании во времени.

Значит, сигналы от каждого из раздражителей кожи идут по своим собственным путям одновременно; один требует от ноги: «Чеши!», другой требует: «Беги!» Однако исполнять все сразу невозможно; одной и той же ограниченной пачке мотонейронов в спинном мозгу соответствует очень много чувствительных путей, по которым могут одновременно прийти стимулирующие импульсы; на какой из них сейчас ответить — нужно «выбирать» и из всех «предпочесть» одно. Значит, в каждый отдельный участок времени рабочего значения достигает только одна рефлекторная система, другие затормаживаются. Разве это не координация?

Классическая физиология безапелляционно говорила: координация в спинном мозгу происходит потому, что в головном мозгу, кроме центров для местных высших отправлений, например для дыхания, слуха, зрения, — есть особые «координирующие центры» для спинного мозга. По Шеррингтону — координация является необходимым следствием морфологических отношений в самом спинном мозгу. Преобладание чувствующих путей над исполнительными делает неизбежным столкновение перед мотонейронами многих сензорных импульсов, и в каждый отдельный интервал времени в исполнительном органе преобладает какое-нибудь одно действие. Координация в спинном мозгу не есть дар со стороны высших центров, но злая необходимость, обусловленная самим устройством центральной иннервации: множество афферентных путей сходятся в один узкий пучок эфферентных нейронов (рис. 18).

Так осуществляется Шеррингтоновский «принцип общего пути» — principle of common path.

Этот принцип действителен не только для случая переходов от чувствующих путей к двигательным; он верен для всей физиологии центральной нервной системы. Возьмем пример из будущих лекций: на каждую ганглиозную клетку в последнем нижнем слое сетчатки приходится 7—8 палочек и колбочек из верхнего воспринимающего слоя сетчатки, т. е. только седьмая и восьмая часть всех ретинальных импульсов, доставляемых фоточувствительными элементами, могла бы беспрепятственно и без трансформации единовременно войти в нижний невронный слой и в оптический нерв.

Значит, мы имеем конвергенцию, сходимость приносящих путей, т. е. необходимость разобраться в приносимых импульсах, допустить к дальнейшему проведению лишь результаты их столкновения и трансформации. Этот механизм встречается на любом этаже центральной нервной системы и может осуществляться в одном и том же тракте неоднократно, например на стыке каких-нибудь двух периферических чувствующих нейронов перед одним межцентральным нейроном, не говоря уже о дальнейшей рефлекторной дуге с ее мотонейронами.

Значит, координация является необходимым условием для осуществления каждого отдельного рефлекса. Она должна слагаться и не может не слагаться уже там, где первично образуется и сам рефлекторный акт.

Рис. 18. «Воронка» Шеррингтона. Объяснение в тексте.

Где же конкретное место для столкновения и трансформации импульсов? Одни говорят — в междуневронном синапсе, например в последнем синапсе перед мотонейроном; другие говорят — в промежуточном нейроне, т. е. в ближайшем к мотонейрону центральном нейроне. Указать со всею точностью гистологические места координации каждого отдельного рефлекторного акта — это является еще задачей.

Вернее сказать, что соподчинение происходит на каждом стыке пары звеньев перед третьим общим звеном, если предыдущая пара располагала большей возможностью проведения, чем последующее общее звено.

Джексон дал в свое время удачный образ: «спинной мозг думает не в отдельных рефлекторных дугах, а в цельных рабочих актах». Под рабочим актом понимается, например, чесание, сгибание, образование позы и т. д. Значит, соподчинение между рефлексами — это динамическое координирование, слагающееся тут же перед мотонейронами на ходу реакции.

Надо ясно представлять себе тот перелом, какой произвел Шеррингтон в учении о нервной системе своим «принципом общего пути». Недаром Ланглей говорил: «Шеррингтон — это Ньютон центральной физиологии». Для учения о центральной нервной системе принцип Шеррингтона является такой же ведущей основой, как принцип тяготения для физики.

Рецепторы. В частности — кожные рецепторы. Наше изложение тоже является примером применения принципа Шеррингтона: мы располагаем огромным материалом, о котором хотелось бы говорить, но для его изложения имеем слишком короткий участок «common path». Поэтому необходимо координировать наш материал во времени и в протяжении.

Для самого ускоренного ознакомления с кожной рецепцией начнем с опыта Горвича (психофизиолог, Германия). Он чрезвычайно показателен, ибо в очень наглядной и легко запоминаемой форме дает общую ориентировку.

Человек с руками назади в незнакомой для него обстановке пятится к горячей печке, неожиданно обжигает и отдергивает руки. При этом тотчас выявляется, что в чрезвычайно краткий момент контакта рук с горячей печкой человек успел уловить пальцами и ладонью множество ощущений: 1) о геометрических свойствах поверхности (что печь выпукла, что под пальцами оказался шов, что шероховатость направлена параллельными линиями и т. д.), 2) затем рука уловила теплоту и 3) вслед затем наступила боль, которая потушила все другие ощущения и заставила отдернуть руку. Рецепция успела сложиться как бы послойно, хотя протекала и крайне быстро.

Первое — это безболезненная тактильная чувствительность кожи; она осуществляется в особенности через Мейснеровские тельца. (Если их парализовать — ее не будет.)

Опыт делает ясным, что:

1) до начала теплового и болевого ощущения успевают осуществиться рецепции осязательные, тактильные; вслед затем вступают в дело безболезненные температурные ощущения; потом боль; тактильная чувствительность показывает очень низкий порог возбудимости, очень малый период скрытого возбуждения (латентный период); очень малый дифференциальный порог, т. е. раздельно распознает и различает чрезвычайно близко лежащие точки в пространстве и во временной последовательности;

2) температурное различение уже более длительно по своему скрытому периоду, характеризуется большим дифференциальным порогом и более низкой лабильностью;

3) болевая чувствительность еще гораздо медленнее вступает в реакцию; ее порог раздражения высок; латентный период еще более длинен; различение места гораздо менее точно; локализация боли диффузна, т. е. дифференциальный порог для боли очень высок; лабильность здесь еще ниже, чем для температурного различения.

Появившись позднее, болевое ощущение заглушает собою все предыдущие, так как вызывает рефлекс сгибания — удаление от раздражителя.

Здесь нужно еще раз подчеркнуть биологический смысл этого взаимоотношения между рецепциями тактильной, температурной и болевой с соответствующими рефлексами. Об этом смысле мы говорили, разбирая рефлекс экстензорного толчка. Это — рефлекс, направленный на вящее соприкосновение с раздражителем и обеспечивающий более близкое распознавание его. Возникает такой рефлекс в самом начале, на наиболее деликатные и безболезненные раздражения, порог его очень низок, лабильность очень высока. Все эти детали подчеркиваем потому, что старые теории полагали, будто всякий рефлекс с самого начала и принципиально направлен на удаление от раздражителя, но не на сближение с ним.

Примером может служить воззрение профессора философии А. И. Введенского, по которому в основе психо-физиологической деятельности человека лежат «патематические акты»; это означает, что все рефлексы направлены принципиально, будто бы, на удаление от раздражителя. Всякий рефлекс своим появлением прекращает вызвавшее его раздражение (см. например: А. И. Введенский. «Психология без всякой метафизики»).

Если бы это было так, не было бы расширяющейся распознавательной деятельности организма и не могло бы развиваться и получать упражнение углубляющееся восприятие среды.

Для сравнительного изучения дифференциальных порогов рецепции тактильной, температурной и болевой может служить обыкновенный циркуль. Прикасаясь безболезненно ножками его к участку кожи, мы видим, что в некоторых местах даже очень близкое прикосновение двух ножек воспринимается раздельно; но стоит ножками нажать до боли, как этот дифференциальный порог становится сразу очень большим.

Покажем на примерах, каков дифференциальный порог тактильной чувствительности в пространстве для разных участков кожи человека.

	Взрослый	Мальчик 8 лет
Кончик языка	1,1 мм	1,1 мм
Кожа сгибателя пальца	2,2 »	1,7 »
Губы	4,5 »	3,9 »
Кожа разгибателя пальца	6,8 »	4,5 »
Затылок	27.1 »	22,6 »
Шея	54.1 »	36,1 »
Бедро Спина	67,4 »	40,6 »

Нетрудно определить и дифференциальный порог во времени, т. е. как часто следующие друг за другом касания воспринимаются еще, как отдельные раздражения, не слитно. Для этого применяют прибор по типу зубчатого колеса и замечают, при какой скорости вращения его еще ощущается касание каждого отдельного зубца к одной и той же точке кожной поверхности. Начало слияния двух последовательных болевых раздражений наступает уже для трех в секунду, тогда как для безболезненно-тактильной чувствительности при 300—600 в секунду. Скрытые периоды для боли 0,37 сек, для тепла 0.25 сек, для тактильных ощущений 0,13 сек.

ЛЕКЦИЯ XV

РЕЦЕПЦИИ С КОЖНЫХ ПОКРОВОВ В СВЯЗИ С СООТВЕТСТВУЮЩИМИ РЕФЛЕКТОРНЫМИ РЕАКЦИЯМИ

Речь о рефлексах заставила нас заговорить об источниках их возбуждения, т. е. о рецепторах. Они дают сигналы в нервные центры, по поводу которых центры и разряжают свое возбуждение по двигательным нервам. Для понимания основных вопросов рецепции важно основательно продумать опыт Горвича и каждому проделать его. Он дает возможность сравнить и сопоставить различные модусы кожной чувствительности с соответствующими рефлексами и с дальнейшими последствиями этих рефлексов для ближайшего распознавания среды. Тактильная, температурная и болевая рецепции как бы наслаиваются друг на друга. Мы видим последовательное вступание рецепторов в реакцию, убеждаемся, что сами рефлексы, вызываемые ими, различны. Осязательные сигналы, которые приходят с необычайной быстротой, может быть в тысячные доли сигм, отнюдь не вызовут рефлекса отдергивания; но этот рефлекс неизбежно вызывается болевым ощущением. При этом важно помнить, что в ничтожное время успевает укладываться ряд процессов:

1) возбуждение на месте, т. е. накопление подпороговых раздражений в рецепторе;

2) проведение сигналов от рецептора до нервных клеток соответствующего центра;

3) восприятие и сопоставление, т. е. осознание этих сигналов в высших нервных этажах.

В прошлый раз мы остановились на пространственном различении тактильных впечатлений. Кожа различных частей тела обладает очень различными дифференциальными порогами. Наибольшей тактильной чувствительностью у человека обладает кожа языка. Жаль, что у нас нет хвоста — он обычно обладает у животных очень большой чувствительностью; для многих животных он является наиболее важным осязательным органом (например, для крыс, мышей). У слона такую роль играет хобот. У летучей мыши — наиболее дистальные места крыльев.

Важным подспорьем в безболезненной тактильной рецепции являются кожные выросты — волосы, перья и т. п. Они действуют как рычаги, сильно возбуждая чувствительность тельца в своем основании. Хороший пример такого действия перьев дает поведение голубя: лишенный головного мозга, он прекрасно ориентируется при полете и усаживании на предметы легкими, едва приметными прикосновениями крыльев.

Мы отметили также, что при старении организма порог пространственного различения тактильных впечатлений растет. И боль тупеет по мере старения. Но заметим, что тактильная чувствительность может значительно расти, совершенствоваться от упражнения. Ярким примером этого может служить работа прежних волжских агентов по скупке зерна, которые наощупь очень быстро распознавали тончайшие оттенки в качестве зерна, приходившего на пристани.

Тактильную безболезненную рецепцию рассматривают как самое главное средство для геометрического ознакомления с миром; известно, что у людей с парализованным осязанием резко падает способность к геометрическому мышлению, к воображению пространственных форм.

Перейдем к дифференциальному порогу осязания во времени. Он измеряется частотой раздельно воспринимаемых последовательных раздражений, вызываемых прикосновением зубцов вращающегося зубчатого колеса к одному и тому же месту кожи. Для боли порог слияния во времени наступает уже при трех раздражениях в секунду, т. е. при этом и более частом нанесении раздражения ощущение боли становится уже непрерывным.

Теплые прикосновения различаются, как одиночные, при частоте 2—2,5 в секунду.

А чисто осязательные прикосновения различаются раздельно уже при 300—600 последовательных прикосновениях в секунду.

Еще более поразительным оказывается «вибрационное чувство». Волосок на конце колеблющегося камертона, приложенный к покровам головы, дает впечатление вибрации, а не сплошного касания, даже при 900 колебаниях в секунду.

Эта множественность раздельных восприятий во времени и обусловливает способность различать форму предметов, так как только сопоставлением и сравнением множества сигналов, чрезвычайно близких в пространстве и во времени, и может различаться форма поверхности.

Мы разобрали несколько кожных рецепторов; сигналы их осознаются в нашем мозгу, как ощущения.

Ясное дело, что эти ощущения не играют роли в спинномозговых рефлексах. Рефлексы протекают независимо от ощущений и ранее возникновения ощущений. Ощущения возникают постфактум; эта самостоятельность рефлексов является громадным облегчением для коры и подкорковых центров.

Вспомним принцип общего пути: для нервной системы в высшей степени характерным является конвергенция, схождение путей к концу дуги, к исполнительным нервным элементам. Ограниченная пачка мотонейронов может быть использована с самых разных точек нервной системы. Раздражения с разных мест «спорят между собою», пока не возобладают стимулы какого-нибудь определенного рефлекса. Возникает интерференция стимулов, в результате которой возникает тот или иной нервный акт. Иногда центры не успевают дать предпочтения какому-либо рефлексу, быстро возникают фрагменты то того, то другого, и ни один не успевает завершиться. Яркий пример того, как иногда нервной системе не удается предоставить путь какому-нибудь одному рефлексу, — стрихнинное отравление; оно лишает нервную систему этой возможности; получается хаос, беспорядочные движения, судороги, которые ведут к быстрому истощению и к смерти.

Каков биологический смысл конвергенции? Учтем, что с развитием нервной системы конвергенция эта все более и более обогащается, так как к одной и той же ограниченной пачке мотонейронов начинает подходить все больше разнообразных импульсов; кроме экстеро-рецепций с ближайших кожных покровов, подходят импульсы от среднего мозга, а с дальнейшим развитием — и от подкорковых центров и от центров коры головного мозга. При отсутствии ограничения проведения импульсов для каждого отдельного момента невозможно было бы на один и тот же мотонейронный механизм влиять со многих этажей нервной системы, невозможно было бы последовательное употребление двигательного прибора в тех различных направлениях, в которых он фактически может работать.

Чем с более высоких этажей нервной системы получает сигналы определенный эффекторный механизм, тем более обогащается, расширяется применение этого механизма. В самом деле — ноги человека производят локомоцию не мудренее, чем ноги собаки; но, кроме того, ноги человека способны и к другому применению их, небывалому у собаки; например, человек, лишенный рук, может научиться даже писать ногой картины. Через конвергенцию каждая конечность получает «многократное обслуживание», т. е. способность подчиняться самым разнообразным этажам нервной системы: и соответственным сегментам спинного мозга, и продолговатому мозгу, и среднему мозгу, и субкортикальным приборам, и коре; она способна отвечать на раздражения с многочисленных путей — и с слухового, и с зрительного, и с тройничного нерва, и с любого пункта кожи. Если один из этих путей, необходимых для обслуживания конечности, выйдет из строя, он через некоторое время может быть заменен другим. Это было еще в XIX веке известно клиницистам, когда они наблюдали, что, когда конечность прекратила работу вследствие разрушения определенного центра коры головного мозга, то через некоторое время она возобновляла работу. Это явление было определено, как принцип «запасного обслуживания».

По существу термины «многократное обслуживание», «запасное обслуживание», «сходимость путей», «конвергенция» — лишь различные выражения Шеррингтоновского принципа «общего пути».

Как будет сказываться на интерференции рефлексов значение лабильности? Какова роль более или менее высокой лабильности в процессе столкновения рефлексов и замены одного рефлекса другим?

Чем более лабилен прибор, т. е. чем большее число раз он имеет возможность осуществить процесс возбуждения в единицу времени, тем быстрее и чаще возможны переходы от одного

рефлекса к другому, т. е. переход общего пути из подчинения одному рефлексу в подчинение другому. Мы видим, что параметр лабильности дает возрастание по мере эволюции центральной нервной системы; с развитием нервной системы, с умножением способов рефлекторного применения органов, лабильность должна возрастать; иначе, в силу сходимости путей, не успеет осуществиться смена влияний на мотонейрон из тех многочисленных станций отправления в этажах, число которых становится все больше с эволюцией центральной нервной системы. По мере фило- и онтогенетического развития наступает

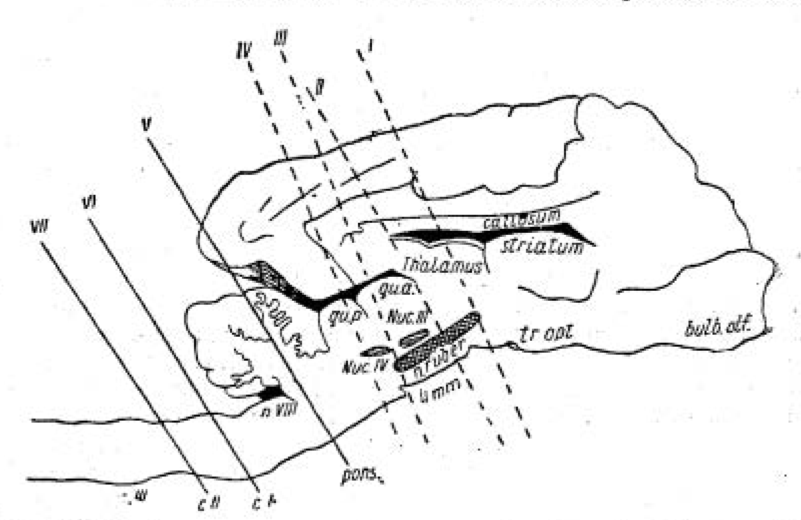


Рис. 19. Сечения мозгового ствола кошки для изучения децеребрационной ригидности (по Магнусу и Радемакеру). Уровень *I*. «Таламическое животное». Иннервации поз тела нормальны. Имеется регуляция тепла. Уровень *II*. Средне-мозговой препарат. Иннервация поз нормальна. Регуляция тепла понижена. Уровень *III*. Децеребрационная ригидность вследствие отделения красного ядра. Уровень *IV*. Если сечение одностороннее, то ригидность развивается только на стороне сечения. Уровень *V*. Сечение тотчас под вестибулярными ядрами продолговатого мозга. Ригидность выражена. Уровень *VI*. Сечение по первому шейному сегменту. Ригидность прекращается. Уровень *VII*. Прекращаются шейные рефлексы. После этого сечения — чисто спинальный препарат.

все более разнообразная по содержанию и более быстрая по выполнению интерференция рефлекторных действий в общем пути.

Влияние продолговатого мозга на рефлексы. Децеребрационная ригидность.[1] Для изучения влияния продолговатого мозга на спинномозговые рефлексы трепанируем череп. Проникнем скальпелем в расщеп между большим мозгом и мозжечком и произведем здесь перерезку мозгового ствола по тенториуму (Шеррингтоновское сечение). В результате наступает спазм всей антигравитационной мускулатуры, т. е. той мускулатуры, которая противостоит при стойке тела силе тяжести. Эту общую ригидность разгибательной мускулатуры Шеррингтон назвал «стэндинг-рефлекс». И он же показал, что спазм этот развивается лишь в тех мышцах, которые сохранили в себе проприоцептивную иннервацию.

Поскольку стойкий спазм в мышцах осуществляет в теле иннервацию

[1] От лат. слова «rigidus» — твердый, жесткий.

определенной тонической позы, он должен опираться на проприоцептивные рефлексы. Назовем этот спазм «децеребрационной ригидностью». От нормальной позы стойки он отличается чрезвычайной замедленностью способности приспособлять позу к изменениям текущих условий. Спазм происходит от того, что разрез задел nucleus ruber — двойное симметричное нервное ядро, расположенное в среднем мозгу под четверохолмием (см. рис. 19).

ЛЕКЦИЯ XVI

ВЛИЯНИЕ ПРОДОЛГОВАТОГО МОЗГА НА СПИННОМОЗГОВЫЕ РЕФЛЕКСЫ

На лекции демонстрируется децеребрационная ригидность на кошке в той форме, как ее получал Шеррингтон. Перерезка мозгового ствола на уровне костной перегородки между мозжечком и затылочной частью коры полушарий. В трепанационное отверстие черепа на этом уровне вводится пуговчатый скальпель так, чтобы плоскость его лезвия все время касалась названной костной перегородки (tentorium). Рука оператора должна чувствовать, что скальпель не сходит с этой поверхности и, ориентируясь по ней, погружает инструмент до того момента, когда его пуговчатый конец упрется в сопротивление нижележащих тканей. Тупой конец инструмента предохраняет от ранения сосудов. В момент, когда конец скальпеля упрется в сопротивление, нужно быстрым движением лезвия в плоскости касания к tentorium, т. е. поперек мозгового ствола произвести сечение этого последнего. Такое сечение мозгового ствола, по Шеррингтону, будет более или менее соответствовать уровню *V* на рис. 19, но на вентральной стороне мозга будет выходить ближе к красному ядру, и даже захватывать красное ядро среднего мозга, в область, остающуюся в связи с нижележащими этажами мозгового ствола. Это обстоятельство, что красное ядро захватывалось перерезкою Шеррингтона, наводило последнего на мысль, что и весь симптомокомплекс послеоперационного спазма мышц производится именно красным ядром вследствие отделения его от более высоко лежащих органов мозга. У Шеррингтона получался препарат, в котором красное ядро мозгового ствола сохраняло связи с мозжечком, но теряло связи с большим мозгом. Так естественно возникала мысль, что красное ядро в мозговом стволе является посредником для регуляции нижележащих рефлексов продолговатого и спинного мозга, с одной стороны, с мозжечка (иннервация длительных поз), с другой стороны, с большого мозга (иннервация быстро заканчивающихся эпизодов работы). И с того момента, как терялось влияние со стороны большого мозга, красное ядро переходило под одностороннее влияние мозжечка, т. е. начинало развивать в гиперболическом виде иннервации поз, переходящие в длительные спазмы. Как увидим, эти исходные представления Шеррингтона пришлось впоследствии несколько изменить по мере того, как стало выясняться, что продолговатый мозг, сам по себе, способен поддерживать тонические иннервации в мускулатуре, а, с другой стороны, влияния красного ядра на нижележащие этажи оказывались более подвижными и разнообразными в зависимости от изменяющихся отношений между центральными этажами, в частности от возраста.

Типичная картина децеребрационной ригидности, получаемая экспериментально по Шеррингтону, соответствует тому спазматическому состоянию, которое в клинике получило название «опистотонуса». Термин происходит от греческих слов: opisthen — назад и tonos — напряжение. Находящийся в состоянии опистотонуса человек, будучи положен на

спину, может долго удерживать неподвижное положение, при котором тело касается подставки только затылком и пятками. Ш е р р и н г т о н демонстрировал снимки с оперированных им животных в положении опоры на четыре конечности, и неподготовленный наблюдатель находил, что это просто стоящая кошка и стоящая собака. Британский физиолог назвал это состояние «стэндинг-рефлекс», т. е. «рефлекторной стойкой». Это название и характеристика более или менее соответствуют действительности, так как децеребрационный спазм сводится на длительное удерживание скульптуры стоящего тела. Доказательством того, что это — рефлекс, что стойка все время поддерживается сенсорными сигналами, является исчезновение ригидности в тех отделах мускулатуры, где сделана перерезка задних корешков. Однако мы имеем здесь н е р е ф л е к т о р н о е д в и ж е н и е, а р е ф л е к т о р н о е п о л о ж е н и е, стояние, рефлекторное поддержание позы. Оно все время поддерживается проприоцептивными импульсами с мышц в спинной мозг при условии отделения продолговатого мозга и каудальной части красного ядра от вышележащих частей головного мозга.

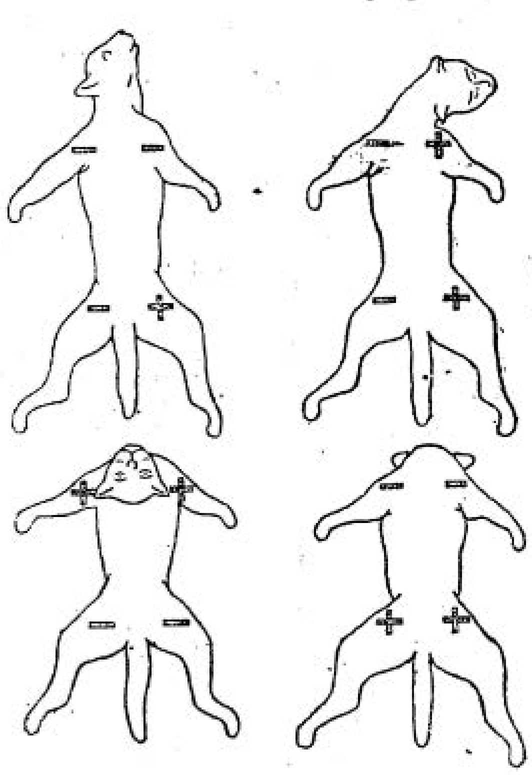


Рис. 20. Перераспределение тонуса разгибателей в конечностях кошки при шейных рефлексах.

Если мы перережем корешки чувствующих нервов, идущие, например, к задней ноге, то эта нога, потеряв чувствительность, вместе с ней потеряет и тонус; в остальных частях тела кошки будет попрежнему поддерживаться ригидность.

Подробным изучением состояния децеребрационной ригидности и связанных с ней рефлексов мы обязаны М а г н у с у (Утрехт).

М а г н у с установил, что ригидность наступает в различной степени в зависимости от уровней сечения мозгового ствола. Он открыл и изучил ряд новых рефлексов на фоне децеребрационной ригидности.

Ш е й н ы е р е ф л е к с ы. Будем у ригидной после децеребрации кошки изменять положение головы относительно кранально-каудальной оси тела, поворачивая голову кошки:

1) мордой вправо, теменем влево;
2) мордой вправо, теменем вверх;
3) мордой симметрично вверх, теменем назад (голова запрокинута);
4) мордой симметрично вниз к животу, поза вроде той, что у кошки, стоящей и нюхающей пол.

Схемы этих положений представлены на рис. 20. (Прибыль разгибательного тонуса показана знаком +, убыль знаком —.)

Каждый тип такого изменения в положении головы относительно туловища повлияет по-своему на распределение тонуса в теле и в конечностях:

1. Подержав голову в первом положении, вскоре замечаем, что с той стороны, куда голова повернута теменем, экстензорный (разгибательный) тонус убыл, т. е. ноги стали более уступчивыми при пассивном сгибании их. С противоположной стороны в это время разогнутые конечности стали более напряженными, т. е. наблюдается прибыль экстензорного тонуса.

2. Во втором случае наблюдаются еще более напряженная, пружинящая экстензия с правой стороны и полное расслабление разгибателей, снятие экстензорного тонуса слева. А если подольше подержать голову в таком положении, то слева, после расслабления разгибателей может наступить даже некоторый намек на флексию, на сгибание.

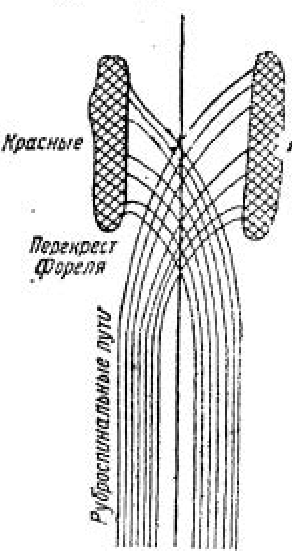


Рис. 21. Схема рубро-спинальных путей в их начале в среднем мозгу.

3. Отгибание и подъем головы назад и у нормального животного вызывают сгибание задних конечностей (приседание) и упор на передние лапы, разгибание их. Тем более это проявляется на фоне децеребрационной ригидности.

4. Подгибание головы с опусканием мордой вниз, наоборот, расслабляет экстензоры у передних и напрягает их у задних ног. Сравните позу кошки, склонившейся к блюдечку, чтобы лакать молоко.

Все эти отношения заданы еще в норме. В состоянии децеребрационной ригидности они выступают наиболее ясно и шаржированно.

Как понять это влияние положения головы относительно туловища на изменение экстензорного тонуса отдельных частей тела?

а) Если на шею положить тряпку с холодной водой или ввести в мышцы шеи новокаин (т. е. на время ослабить действие чувствующих окончаний в мышцах шеи), то на время охлаждения или наркоза положение головы по отношению к туловищу никак не будет влиять на общий тонус. Но с окончанием действия наркоза, или охлаждения, прежнее влияние относительного положения головы возобновится.

б) Необратимое выключение шейной чувствительности, например перерезка шейных чувствующих корешков, совсем устраняет эти рефлексы; тонус теряет зависимость от положения головы по отношению к туловищу.

Эти факты показывают, что чувствующие нервы шеи играют командную роль в распределении тонуса в теле. Теперь нам понятно, почему такого рода рефлексы названы Магнусом «шейными рефлексами».

Причины, вызывающие децеребрационную ригидность; центры шейных рефлексов. Ученик Магнуса, Радемакер, сумел подобраться к стволу головного мозга спереди; проделав эту труднейшую операцию, он открыл себе возможность манипулировать на вентральной поверхности мозгового ствола на уровне красного ядра.

Неглубокий надрез в 2—3 мм в глубину немедленно вызывает полную децеребрационную ригидность. Таким образом, Радемакер показал, что нет необходимости отсекать средний мозг от межуточного, чтобы вызвать ригидность; достаточно перерезать Форелевский перекрест рубро-спинальных путей (рис. 21). (Заметим мимоходом, что после Базельского

конгресса анатомов рациональная номенклатура нервных путей строится по двум терминам, первый из которых обозначает станцию отправления, второй — станцию назначения проводимых импульсов.) Как видно из данных Радемакера, поводом к наступлению децеребрационной ригидности служит прекращение проведения по руброспинальным путям, т. е. прекращение влияний красных ядер на продолговатый и спинной мозг. Она наступает (правда, не так эффектно) и в том случае, если перерезка проведена ниже шеррингтоновского сечения, даже на уровне первого шейного позвонка, лишь бы сохранились центры продолговатого мозга ниже выхода VIII нерва и были пересечены руброспинальные пути. Сохраняется также влияние относительного положения головы на распределение позного тонуса. Значит, центры шейных рефлексов лежат в нижней трети продолговатого мозга (ср. рис. 19).

Шея по поводу изменений в положении головы относительно туловища сигнализирует через посредство своих кожных и в особенности проприоцептивных чувствующих приборов в центры продолговатого мозга; оттуда импульсы идут через спинной мозг в мотонейроны передних рогов и производят определенное влияние на позный тонус.

Мы видим, что командную роль в этих рефлексах играют положение головы относительно туловища и рецепции, возникающие по поводу перемен в этом положении.

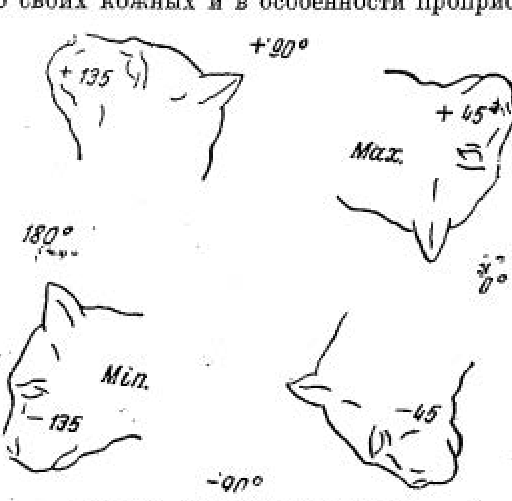


Рис. 22. Объяснение в тексте.

Лабиринтные рефлексы. Разберем теперь новый ряд тонических рефлексов, которые не зависят от этого относительного положения головы к туловищу.

Если перерезкой трех верхних шейных чувствующих корешков устранить шейные рефлексы, или прибинтовать шею так, чтобы голова не меняла своего положения относительно туловища, и затем поворачивать кошку в пространстве, как куклу, то в зависимости от положения головы в пространстве мы заметим на кошке развитие разных степеней позного тонуса (рис. 22).

Найдено, что наибольшего значения тонус разгибателей в конечностях и туловище достигает при таком положении головы, когда плоскость ротовой щели с плоскостью горизонта составляет угол в 45°; в этом положении разгибательные мышцы кошки напрягаются до максимума. Наименьшее значение тонуса разгибателей получается при противоположном положении головы, когда указанный угол равняется 135°. Между этими положениями наблюдается ряд постепенных переходов позы при средних степенях разгибательного тонуса.

Какие рецепторы играют здесь решающую роль в установлении величины позного тонуса?

Чтобы эти рефлексы протекали, нужно, чтобы были сохранены VIII пара нервов и их рецепторный аппарат. Охлаждение уха или наркоз его (впрыскивание в среднее ухо кокаина) ослабляет рефлексы на соответствующей стороне. Перерезка слуховых нервов прекращает их.

Значит, какой-то физический фактор и вектор в пространстве действуют на какие-то части рецепторного аппарата *nervi acustici*.

Этот вектор — сила тяжести. Она действует на отолитовый аппарат в вестибулярном отделе внутреннего уха. Отолитовый аппарат расположен вместе со слуховым прибором и имеет общий с ним нерв (*n. octavus* или *n. acusticus*); но отолитовый орган — особый рецептор, гораздо более древний аппарат, чем слуховой рецептор уха, и от него отправляются специальные нервные ветви вестибулярной части *nervi octavi*.

В скалистой кости черепа имеется сложная система внутренних полостей. Среди них специальная полость соответствует костному лабиринту. В него, как в своего рода костный футляр, вложен кожный или перепончатый лабиринт (рис. 23), эластические стенки которого частью прикреплены к стенкам костного лабиринта, частью оставляют между собою и костными стенками футляра свободное пространство, наполненное пери-

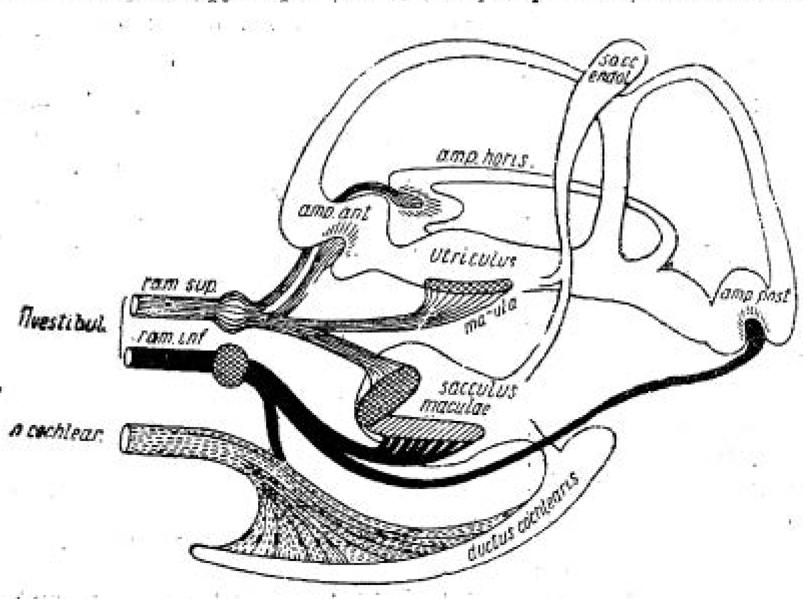


Рис. 23. Схема кожистого лабиринта [по Бюрле (de Burlet)].

лимфой. Перепончатый лабиринт содержит внутри особую жидкость — эндолимфу и состоит из «улитки», «преддверья» и «полукружных каналов».

В улитке расположен «Кортиев орган», специально слуховой рецепторный аппарат. Отложив пока его изучение, рассмотрим «преддверье», или вестибулярный аппарат, так как именно в нем находится рецептор отолитового аппарата.

Полость «преддверья» выполняют два кожистых мешочка: *sacculus* и *utriculus*. Стенки этих мешочков в определенных местах имеют особые нервные выходы — «*maculae acusticae*», или «слуховые пятна». Эти «слуховые пятна», повидимому, собственно к слуху отношения не имеют, но специализированы для рецепции направления тяжести. Каждое пятно — это скопление чувствительных волосковых нервных клеток, от которых отходят веточки вестибулярного нерва, входящего в *n. octavus* (в саккулюсе есть два таких пятна, в утрикулюсе одно). К волоскам этих чувствующих клеток прикреплены известковые кристаллы, склеенные в одну массу. Эти кристаллические образования — отолиты — при любом положении головы

в поле силы тяжести раздражают чувствующие клетки: либо тянут, либо давят нервные элементы в *maculae acusticae*.

Отолитовые органы кожного лабиринта и есть тот рецептор, который играет решающую роль в изменении тонуса при пространственных перемещениях головы в поле силы тяжести. С их помощью животное может различать «верх» и «низ». Наибольшее состояние разгибательного тонуса происходит в том положении, когда отолиты т я н у т волоски нервных клеток (положение теменем вниз); при положении теменем вверх отолиты д а в я т на волоски, и тогда разгибательный тонус наименьший. Импульсы от «слуховых пятен» идут в продолговатый мозг и в мозжечок. Лабиринты соединены с последним «прямыми мозжечковыми путями Эдингера».

Двугранный угол между плоскостями утрикулярных пятен правого и левого уха равен у человека около 168—169° и направлен вершиной

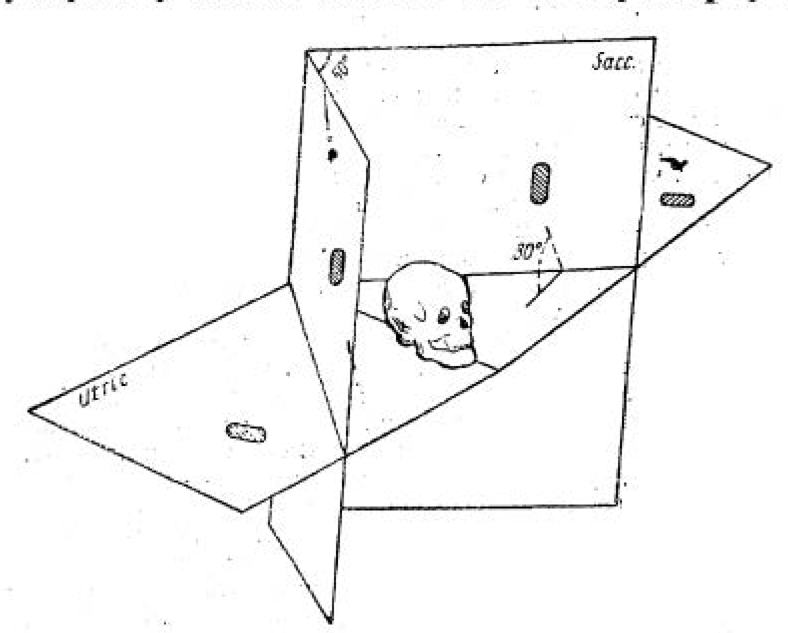


Рис. 24. Расположение в трехмерном пространстве относительно черепа «слуховых пятен» (maculae acusticae) вестибулярного лабиринта.

вниз. Угол между плоскостями пятен правого и левого саккулюса равен около 50—60° и направлен острием назад к затылку (рис. 24).

Опираясь на показания отолитовых органов, животные обнаруживают замечательную наклонность — найти такое положение, при котором достигаются по возможности равномерное действие тяжести на отолиты и средняя степень разгибательного тонуса в корпусе и конечностях. Это — активно поддерживаемая симметричная поза «спокойной стойки» четвероногого животного с несколько приподнятой головой. Это — поза «покоя», но п о к о я, д е я т е л ь н о п о д д е р ж и в а е м о г о рефлекторными приборами: «о п е р а т и в н ы й п о к о й» ж и в о т н о г о.

Если вывести из строя один из лабиринтов, то голова устанавливается так, чтобы здоровый лабиринт был выше. Такое положение «оперативного покоя» обусловлено тем, что при нем сила тяжести равномерно влияет на отолиты оставшегося лабиринта.

Мы подчеркиваем понятие «о п е р а т и в н ы й п о к о й». Когда оба лабиринта на месте, то устойчивое положение головы и тела не есть покой

пассивный, покой бездеятельности, а активно поддерживаемая поза. Плывущая в воде гадюка извивает тело, но голову держит прямо по направлению своего движения. Устойчивость головы дает возможность удерживать намеченный курс. Если же разрушить у гадюки лабиринты, голова будет колебаться вместе с остальным телом, и гадюка не сможет держать постоянного направления. Мы убеждаемся, что и в нормальных условиях дело идет в сущности о том, что животное все время разыскивает и поддерживает такое положение головы, когда сила тяжести симметрично влияет на отолитовые аппараты; этим достигается, с одной стороны, активно устойчивое положение головы, с другой стороны, средний тонус в мускулатуре тела.

Активно удерживаемое положение головы теменем кверху, при котором отолитовые органы расположены симметрично в поле силы тяжести, физиологи называют «нормальным положением головы».

Нормальное положение головы — чрезвычайно важно для организма, как положение оперативного покоя, от которого в следующий момент животное будет отправляться в своих ориентировках и в наблюдениях во внешней среде, в своем реагировании на влияния текущей среды.

Мы видим, что механизм «некоторой магической силы в пространстве, поддерживающий голову животного в нормальном положении» (Магнус), сводится на рефлекторно тоническое разгибание шеи и на тоническое возбуждение антигравитационной мускулатуры черепа, ориентирующееся рецепциями с отолитов, устанавливающихся симметрично по отношению к направлению тяжести.

Другой рецептор вестибулярного аппарата расположен у полукружных каналов кожного лабиринта, именно в их ампулах.

Три полукружных канала в каждом ухе расположены приблизительно в трех взаимно перпендикулярных плоскостях: приблизительно в горизонтальной, фронтальной и сагиттальной. В основаниях каналов, где они отходят от полости утрикулюса, есть расширения — «ампулы полукружных каналов». В стенках их расположены особые нервные выходы, так наз. *cristae acusticae*, или «слуховые гребешки», тонкое строение которых очень сходно с *maculae*; это — скопление таких же волосковых нервных клеток, но волоски здесь свободны, никаких кристаллов на себе не несут, а просто торчат в эндолимфу. При неравномерном линейном или при вращательном движении происходят сдвиги эндолимфы, которые раздражают нервные клетки соответствующего «гребешка».

Таким образом, адэкватным раздражителем для рецептора полукружных каналов является положительное или отрицательное ускорение эндолимфы в направлении фактического движения тела. Равномерное линейное движение тела не способно повлиять на этот рецептор, и потому нами не замечается, если нет дополнительных сигналов с других органов чувств, вроде осязания и зрения. Когда глаза закрыты и осязание имеет дело с постоянными раздражителями, мы не можем различить, движется или стоит на месте тот корабль, в каюте которого мы лежим.

Так как полукружные каналы расположены приблизительно в трех взаимно перпендикулярных плоскостях и каждый из них воспринимает изменения скорости в своей плоскости, то вся система обеспечивает организму возможность различения передвижений в трехмерном пространстве.

От кожного лабиринта, именно от саккулюса, отходит также *ductus endolimphaticus*, который заканчивается посредством *sacculus endolimphaticus* — кожистого выроста, выходящего из каменистой кости в полость черепа. Это — один из важных приборов для выравнивания давления

в полостях черепа и внутреннего уха в соответствии с давлением внешней среды. Вспомним, что полость среднего уха сообщается с носоглоткой через евстахиевы трубы, которые активно участвуют в каждом акте глотания, закрываясь, раскрываясь и выравнивая давление в среднем ухе.

Из изложенного мы видим, что тонические рефлексы мускулатуры, обслуживающие установку поз тела и опирающиеся на проприоцептивную

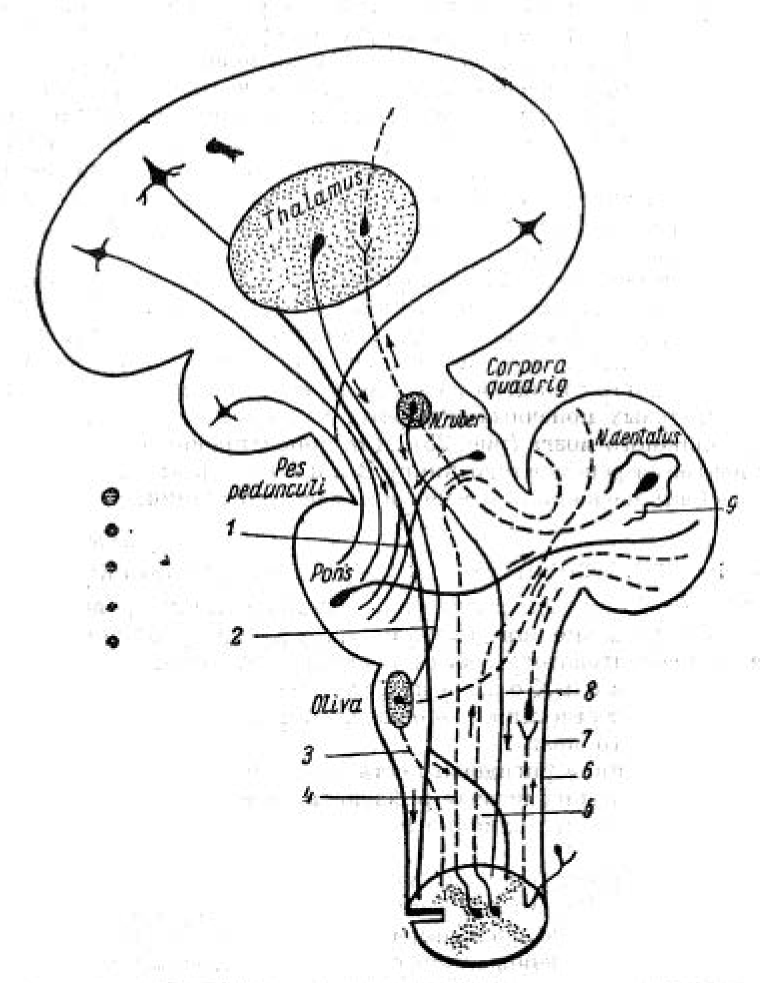


Рис. 25. Схема проводящих путей от мозгового ствола к мозжечку (по Виллигеру): *1* — пути от коры мозга к варолиеву мосту и пирамидальный путь, *2* — *Tractus thalamo-olivaris*, *3* — *Tractus spino-olivaris*, *4* — *Tractus spino-cerebellaris centralis* (Gowers), *5* — *Tractus spino-cerebellaris dorsalis* (Flechsig), *6* — задний восходящий путь *7* — его ядро, *8* — *Tractus rubro-spinalis* (Monakow), *9* — *Tractus cerebello-tegmentalis*,

иннервацию спинного мозга, получают общий контроль, ориентировку и интеграцию с двух главных инстанций: с одной стороны — с продолговатого мозга, при помощи шейных рефлексов, с другой стороны — с продолговатого и среднего мозга, при помощи лабиринтных рефлексов.

Адекватным раздражителем для шейных рефлексов является относительное положение головы к туловищу; адекватным раздражителем для лабиринтных рефлексов — относительное положение головы в поле силы

тяжести и изменения в скорости движений тела, линейно-поступательного и вращательного.

Связь красного ядра с высшими центрами. Красное ядро — передаточный пункт между спинным и продолговатым мозгом и прочим головным мозгом, в частности — мозжечком.

Влияния мозжечка на спинной мозг идут преимущественно через посредство красного ядра. Здесь знакомый нам рубро-спинальный путь усложняется в церебеллярно-рубро-спинальный.

Кроме того, кора большого мозга связана мощными путями с мозжечком. Таким образом, красные ядра входят в качестве посредника в многонейронный путь от коры через мозжечок к спинному мозгу; это — церебрально-церебеллярно-рубро-спинальная система.

Кроме того, от коры большого мозга проходят пути к красному ядру, не заходя в мозжечок, т. е. кора непосредственно связана с красными ядрами, а через них — со спинным мозгом. Это — церебрально-рубро-спинальный путь.

Наконец, имеется еще более короткий путь: кора связана со спинным мозгом, не заходя ни в мозжечок, ни в красное ядро. Это — церебро-спинальный путь, который называется еще «пирамидальным» спрямленным путем, ввиду того, что он начинается от «пирамид» — крупных нервных клеток в пятом слое серого вещества коры и заканчивается в исполнительных конечных моторных нейронах передних рогов серого вещества спинного мозга (рис. 25). Для ориентировки в путях сообщения между центрами рекомендуют книгу Виллигера: «Головной и спинной мозг» (есть несколько русских и немецких изданий).

ЛЕКЦИЯ XVII

РЕФЛЕКТОРНЫЕ ПОЗЫ И РЕФЛЕКТОРНЫЕ ДВИЖЕНИЯ

Разобрав лабиринтные рефлексы и вспомнив схемы проводящих путей, мы сможем более точно определить причину децеребрационной ригидности и влияние продолговатого мозга на позные рефлексы.

Еще с Маршал-Холла известно общее положение: все спинальные рефлексы идут отчетливее — облегчается их проведение, если у животного нет головного мозга.

Децеребрационная ригидность есть не что иное, как чрезвычайная облегченность тонических позных рефлексов, возникающая после того, как с этих рефлексов снято влияние высших центров: «некому стало их задерживать».

Значит, со стороны головного мозга проявляется торможение на нижележащие центры. Принципиально утверждал это еще Э. Г. Вебер. Впервые установил это экспериментально И. М. Сеченов в 1863 г. Вспомним опыт по «сеченовскому торможению». Подсаливание в межуточном мозгу возбуждает расположенные в нем центры настолько, что вызывает затормаживание всех рефлексов спинного мозга. Сеченов начал говорить о тормозящих центрах головного мозга. Эта идея произвела большое впечатление на общественную мысль того времени. В медицинской литературе, в психиатрии, в психологии, в адвокатской практике она привилась очень широко за короткий срок.

Но возникает принципиальный вопрос, что представляют собою такие специально тормозящие центры. Как представлять себе их образ действия?

Супруги Лапик в 1930 г. установили очень интересную зависимость: возбуждение в области красного ядра сокращает хронаксию, т. е. влияет на параметр лабильности в сторону его повышения в задней ноге. Значит, сеченовские «центры торможения» способны не только тормозить, но и подготовлять почву для возбуждения.

Область красного ядра способна изменять рефлекторную деятельность спинного мозга, изменять текущую его лабильность, видоизменять течение рефлекторных эффектов в задних конечностях, тормозить тонус разгибателей, дабы облегчить появление тетанусов в сгибателях.

Приходим к таким выводам.

1. Децеребрационная ригидность наступает в том случае, если отделяем спинной мозг от красного ядра.

2. Она есть выражение чрезвычайного облегчения тонических рефлексов в антигравитационной мускулатуре по поводу отделения красного ядра.

3. Значит, красное ядро тормозит проприоцептивные рефлексы спинного мозга, регулирует их течение, подчиняя его рефлексам более высокого порядка на очередные импульсы среды. Такая регуляция предполагает активное состояние красного ядра и прилежащих к нему центров среднего и межуточного мозга.

4. Кто же в норме возбуждает эти центры, лежащие в субталамической области диэнцефалона и в среднем мозгу? Вспомним, что красное ядро: а) имеет прямые связи с корой большого мозга; б) получает импульсы с мозжечка, а мозжечок от лабиринта по эдингеровским путям; в) подчиняется прилежащим центрам экстрапирамидальной системы, т. е. полосатому телу и субталамическим ядрам межуточного мозга. Таким образом, красное ядро является областью, постоянно возбуждаемой по поводу импульсов, приходящих с лабиринта, с мозжечка, с коры, с межуточного мозга.

5. Значит, красное ядро является местом, около которого конвергируют разнообразные пути высших этажей. Это опять-таки common path, но только «общий путь» высшего порядка, от которого надо отличать «общий конечный путь», каковым является система мотонейронов. Красное ядро есть общий путь для регуляции импульсов кортикальных, церебеллярных, мостовых (от Варолиева моста), стволовых, лабиринтных, дабы обеспечить в теле текущую иннервацию позы в подчинении ее текущим задачам животного во внешней среде. При поражении красного ядра выпадает фактор, регулирующий проприоцептивные рефлексы, тоническую деятельность спинного мозга.

6. Рефлекторная деятельность координируется уже и в спинном мозгу. Мы видели, что там можно вызывать сгибание, разгибание, чесание, как отдельные эпизоды. Но на спинальном препарате нехватает обобщающего регулятора, подчиняющего эти эпизодические рефлексы текущей позе организма, как целого.

7. Характеризовать красное ядро только как тормозное было бы крайней односторонностью. Оно должно одни импульсы задержать, другие — поддержать.

Да и самый акт торможения по своей внутренней природе является выражением в о з б у ж д е н и я т о г о ц е н т р а, к о т о р ы м о н п р о и з в о д и т с я, равно как т р а н с ф о р м а ц и е й в о з б у ж д е н и я в т о м с у б с т р а т е, г д е о н н а б л ю д а е т с я.

М о з ж е ч о к

У ряда животных мозжечок достигает таких размеров по сравнению с другими частями головного мозга, что становится преобладающим по массе. Например, акула имеет чрезвычайно массивный мозжечок, тогда как ее большой мозг производит впечатление лишь «гипертрофирования обонятельных луковиц» (Э д и н г е р). Надо догадываться, что мозжечок

может приобретать функционально исключительное значение в поведении животного. Что представляет собою мозжечок?

Этот большой орган пытались населить самыми разнообразными квартирантами, в то время как экспериментальных данных нехватало.

Варолиус определял его, как центр слуха и вкуса.

Галль (френолог, Австрия) видел в нем — «центр половой деятельности».

Легалюа, Флюранс (Франция; родоначальники классической школы централистов) дали знаменитую формулировку, которая пыталась абстрактную идею всадить в конкретный орган: «мозжечок является центром координации».

Роландо (Италия) — очень точный и сухой ум, настроенный на ньютоновский лад: «гипотез я не строю», — хотел ограничиться лишь следующей констатацией факта: «мозжечок имеет какое-то отношение к поперечно-полосатой мускулатуре; правая половина мозжечка — к правой стороне тела, левая — к левой». Это положение и по сие время точно: в мозжечке нет того перекрестного заведывания мускулатурой, какое имеется, например, в большом мозгу.

По Мажанди (Франция), «мозжечок — есть центр равновесия». Это близко к истине, но чрезмерно абстрактно, требует значительного развертывания.

Согласно Люссана (Италия), «мозжечок есть главный центр мышечного чувства». Несмотря на психологизм этой характеристики, она близка к истине, так как имеет в виду проприоцепцию. Положение Роландо здесь существенно дополняется.

Самое точное, что мы знаем о мозжечке, дали опыты Лючиани (Италия), посвятившего свою жизнь изучению мозжечка. Продолжая дело Роландо, он стремился уточнить, в чем выражается влияние мозжечка на поперечно-полосатую мускулатуру.

При этом Лючиани был типичным представителем того принципиального направления в науке, которое развилось во второй половине XIX столетия в Европе и которое полагало основную и главенствующую задачу науки в «наиточнейшем описании данного», тогда как интерпретация и объяснение этого данного могут оставаться делом условным. Это было то направление, которое возглавлялось в физике Кирхгофом. Описательные данные, к которым перешел Лючиани, были следующие.

При частичном и общем поражении мозжечка наблюдаются три симптома более местного или более общего характера:

1) «атония» — упадок или выпадение тонуса в мышцах;

2) «астения» — общий упадок силы мышц, преждевременное расслабление текущих тетанусов;

3) «астазия» — наклонность давать колебательные движения вместо длительного сплошного устойчивого тетанического действия, т. е. упадок устойчивости в развитии тетанусов.

Признаки ее — дрожание членов тела, нетвердая дрожащая походка.

Лучиани дал блестящий образец экспериментальной критики ходячей теории Легалюа, согласно которой мозжечок есть «центр координации». Критика эта не потеряла своего значения и в наши дни, ибо и в наши дни можно читать в учебниках и в экзаменационных конспектах, что мозжечок есть «центр координации». Характеристика эта очень импонирует своею кажущейся отчетливостью и бесподобной краткостью. Лючиани задался вопросом: значит ли, что безмозжечковое животное в самом деле лишено способности координировать какие бы то ни было позы и движения, если после операции удаления мозжечка оно фактически

лежит в расслаблении и едва поддерживает разъединенные местные рефлексы на местные раздражения? Оказывается, что надо всего лишь заменить для такого животного обычную воздушную среду средою жидкою с доведением удельного веса жидкости до величины, равной удельному весу тела животного, чтобы оперированное животное, во-первых, приняло более или менее нормальную позу и, во-вторых, отправляясь от этой позы, начало производить достаточно координированные движения конечностями, подобные движениям животного, плавающего или барахтающегося в воде. Итак, дело не в том, что препарированное животное лишено способности координировать свои иннервации, а в том, что мышцы его неспособны противостоять тяжести; достаточно оказать им поддержку, соответственно ослабив силу тяжести, чтобы способность координации проявилась в высокой степени. Значит, «объективно описать» безмозжечковый симптомокомплекс следует просто, как крайнее ослабление мускулатуры в ее тонических и тетанических отправлениях, но отнюдь не как прекращение координации.

И притом это общее расслабление мускулатуры имеет место лишь в острых опытах удаления мозжечка. В хронических опытах способность координации постепенно выявляется и в воздушной среде по мере того, как животное оправляется от острых последствий тяжелого хирургического вмешательства. Мы уже знаем, что координация шейных тонических рефлексов и лабиринтных тонических рефлексов возможны и независимо от мозжечка и после его удаления.

В пределах метода «чистого описания непосредственно данного», по Лючиани мозжечок рисовался, как по преимуществу двигательный орган, тонизирующий, усиливающий, поддерживающий во времени активность скелетных мышц. Можно сказать, сам метод обрекал на известную односторонность результатов. Но метод же оберегал Лючиани от категорического догматизма в оценке результатов. Поэтому римский ученый отнесся терпимо к новой идее о роли мозжечка, развитой в 1892—1897 гг. в Италии же профессором Люссана. По мысли Люссана мозжечок должен иметь отношение к сензорной функции скелетных мышц: мозжечок есть «орган мышечного чувства». На современном языке это значит, что мозжечку приписывается ближайшее отношение к проприоцепции и проприоцептивным рефлексам скелетной мускулатуры. Тогда факты Лючиани получают такую интерпретацию: тонус, сила и устойчивость иннервации в мускулатуре обслуживаются мозжечком, поскольку он подчиняет себе проприоцептивные спинальные рефлексы мускулатуры. Большим подкреплением мысли о рефлекторной природе мозжечковых влияний на мышечный тонус были исследования Эвальда о «лабиринтном тонусе». Здесь впервые наметилась, с одной стороны, органическая увязка между проприоцептивным тонусом спинного мозга и лабиринтными рецепторами — ориентирами тела в поле силы тяжести; с другой стороны, наметилось совсем особое значение мозжечка, как ганглиозного образования, обобщающего в себе управление разнообразными позно-тоническими рефлексами в их совокупности.

Постепенно накоплявшиеся факты и идеи подготовляли историческую почву для превосходной физиологической систематизации центральных приборов, данной Шеррингтоном в 1906 г. Эта систематизация концентрировала и обобщала результаты ряда поколений физиологов и подводила итоги международной науки за предшествовавшее столетие.

Шеррингтон подчеркнул, что конечные общие исполнительные пути к мускулатуре высших животных оказываются под параллельным и конвергирующим обладанием двух глубоко специализи-

рующихся рефлекторных систем. Одна из них надстраивается над проприоцептивными приемниками непрерывных влияний среды (проприоцепторы мышц и вестибулярного лабиринта), увенчивается в головном мозгу мозжечком (*cerebellum*) и направлена на выработку и культивирование в особенности рефлексов положения и длительных поз в поле силы тяжести. Другая же из них надстраивается по преимуществу над экстероцептивными приемниками быстро сменяющихся предупредительных сигналов среды (зрение и слух), увенчивается в головном мозгу большим мозгом (*cerebrum*) и направлена на выработку и культивирование в особенности срочно завершающихся «фазных» рефлексов, т. е. более или менее быстро заканчивающихся периодов срочной работы в ответ на беспрестанно обновляющиеся задачи текущей среды.

ЛЕКЦИЯ XVIII

СОПОСТАВЛЕНИЕ РЕФЛЕКТОРНЫХ СИСТЕМ МОЗЖЕЧКА И БОЛЬШОГО МОЗГА

Связь между церебральной и церебеллярной системами. С точки зрения сегментарной физиологии схема сопоставления церебеллярной и церебральной систем, по Шеррингтону, может быть изложена еще следующим образом. Церебеллярная система на уровнях спинальных сегментов представлена местными проприоцептивными рефлексами и рефлекторными дугами, увенчиваясь в головных сегментах рецепторами вестибулярного лабиринта, по показаниям которых контролируется и интегрируется рефлекторная иннервация текущих положений и поз тела в пространстве. Церебральная система на уровнях спинальных сегментов представлена местными экстероцептивными рефлексами на раздражение кожных покровов (осязание, температура, боль), увенчиваясь в головных сегментах великими предупредительными рецепторами на расстоянии (distans receptors) зрения и слуха, по показаниям которых контролируется и интегрируется текущая иннервация рефлекторных действий, как срочных работ, направленных на срочные результаты.

Отсюда становятся для нас понятными формулы Шеррингтона, которые были даны им в качестве физиологических определений для мозжечка и для большого мозга:

мозжечок есть головной и главный ганглий для проприоцептивных тонических рефлексов, обслуживающих позы и положения тела под контролем вестибулярного лабиринта;

большой мозг есть головной и главный ганглий для экстероцептивных фазных рефлексов, обслуживающих работы организма в его среде под контролем рецепторов на расстоянии (рис. 26).

Для нас эта схема должна напоминать огромное количество фактов и преобладающее влияние большого мозга и мозжечка. У нас слишком много данных, чтобы различать эти две системы, но в то же время не надо их обособлять принципиально, как это мы видели на попытках обособить «тетанические моторные единицы» от «тонических моторных единиц».

Надо помнить, что ни одна из этих систем не может действовать обособленно от другой. Чтобы показать эту взаимосвязь, дополняем схему пунктирными стрелками между *cerebrum* и *cerebellum*.

Нужно все время иметь в виду, что работа высших органов чувств, работа коры, возможна лишь при непрерывной параллельной работе мозжечковой системы. Чтобы обеспечить нормальную экстероцепцию, нужно иметь высоко развитую проприоцепцию; уметь устойчиво удержи-

вать позу, несмотря на быстро изменяющиеся условия в среде и внутри организма; бдительное отсутствие адаптации в проприорецепторах является филогенетическим достижением. И именно оно обеспечивает высшему животному культуру фазных рефлексов со срочными тетаническими работами. Нам, пока мы здоровы, легко и незаметно для нас удается непрерывное поддержание позного тонуса; мы не замечаем напряженную активность церебеллярной системы, когда неподвижно стоим на месте. Однако вся наша обычная деятельность покоится на ней и ее предполагает. «Только когда животное научилось молчать, оно научилось и думать». Все это обеспечено теми нормальными нервными реакциями, которые обусловливают состояние видимого покоя, таящего за собою огромную непрерывную деятельность проприоцепции.

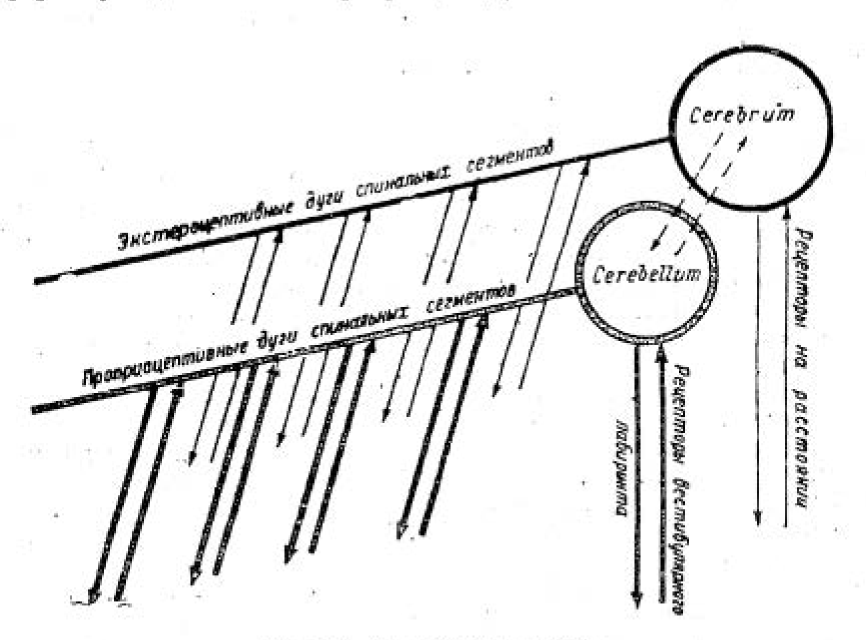


Рис. 26. Объяснение в тексте.

Британский невролог и знаменитый врач Д ж е к с о н, пожалуй, первый подчеркнул эту связь мозжечковой и церебральной систем, изучая явления спастического паралича.

«Я считаю, — писал он еще в 1878 г., — что ригидность является выражением ничем не уравновешенных влияний с мозжечка. Большой мозг иннервирует мышцы в сторону рабочих эффектов, начиная с движений более произвольного значения (конечности) и кончая движениями более автоматического значения (туловище); тогда как мозжечок иннервирует мышцы в смысле удержания постоянной степени ригидности. Это равнозначно утверждению, что мозжечок есть центр для непрерывных движений (*continuous movements*) тогда как большой мозг есть центр для переменных движений (*changing movements*). Так, в акте ходьбы мозжечок обслуживает устойчивость всей мускулатуры; переменные же движения в том же акте происходят от церебральных импульсов, которые закономерно привходят в непрерывный до этого поток мозжечковых влияний. В тех случаях, когда влияния большого мозга стационарно исключены заболеванием . . . мозжечковые влияния выступают . . . ничем не

уравновешенные . . . В здоровом состоянии совокупная мускулатура тела имеет двойную иннервацию: с большого мозга и с мозжечка. Она является полем для антагонистической кооперации этих двух великих центров».

Со временем выяснилось в самом деле, что нормальная деятельность нервной системы включает в себя постоянное уравновешивание эффектов церебральной системы (связанных с внешними рецепторами и преимущественно с быстрыми тетаническими реакциями в механизмах сгибания и приведения) эффектами церебеллярной системы (связанными с проприоцепторами и преимущественно с тоническими иннервациями типа разгибания и отведения).

Если первая из них выпадает, другая, лишившись этой компенсации, дает явления спастического паралича, скрывающего в себе активный спазм мышц.

В 1914 г. Барани показал, что, если повреждена или заболела правая половина мозжечка, или временно выпали справа лабиринтные сигнализации, у человека на правой же половине тела появляется наклонность к длительному разгибанию и отведению конечностей вперед и вправо: повелительный «фельдмаршальский жест», симптом «Vorbeizeigen».

Гольдштейн уловил причину этого влияния повреждений мозжечка в выступлении на сцену более древних реакций мозгового ствола. Во всех случаях, когда стволовая часть центральной нервной системы освобождается из-под контролирующих влияний мозжечка, она возвращается к тем типам реакций, которые в ней заложены древней филогенетической наследственностью: длительное спазматическое разгибание и отведение конечности, соответствующее человеческому «Vorbeizeigen», является элементом децеребрационной ригидности и рефлекторной позы стойки четвероногого.

Мозжечковые симптомы Барани в интерпретации Гольдштейна показывают нам, что, чем больше выпадает работа высших центров, тем больше выступает древняя низшая работа мозгового ствола, свойственная всему зоологическому миру. Реакции животного скрываются у каждого из нас.

Высшие центры предполагают активность низших центров, чтобы использовать ее для своей работы; в то же время они контролируют работу низших центров. Мозжечок сам по себе является регулятором, контролирующим тормозителем стволовой части мозга. Потеряв эту узду, древние реакции мозгового ствола выступают во всей своей настойчивой слепоте и полноте.

Ради чего мозжечок тормозит и перестраивает реакции мозгового ствола?

От лобных частей коры большого мозга идет путь к Варолиеву мосту, от Варолиева моста восходит путь к мозжечку. Значит, кора мозга, увязываясь с мозжечком, через его посредство руководит позой, чтобы, пользуясь ею, как фоном, писать на нем детальную картину текущего рабочего поведения. Важно понять, что этот фон — покой организма — является особым видом нервной активности, оперативным покоем.

Вместе с тем мы приходим постепенно, силою вещей, к существенно новой концепции касательно соотношений между мозжечком и большим мозгом. Это уже не антагонисты, противостоящие друг другу, но интимные сотрудники в деле оформления текущего поведения организма перед лицом все новых и новых задач во всегда новой среде. Кора большого мозга через посредство мозжечка подчиняет себе мозговой ствол и в своих интересах направляет течение позно-тонических реакций. Надо помнить, что, кроме путей через мозжечок, кора большого мозга у высших млеко-

питающих имеет и непосредственный путь к красному ядру среднего мозга, овладевая через его посредство аппаратами лабиринтных и шейных рефлексов.

Толстые нейроаксоны пирамидальной системы соединяют пирамидальные клетки коры большого мозга с любым двигательным прибором спинного мозга по короткому спрямленному направлению; пирамидальные пути не заходят в подкорковые центры, т. е. не имеют промежуточных ганглиев и синапсов. Толщина путей и их спрямленность обеспечивают наибольшую скорость сигнализации. Поэтому сигналы с коры, направленные по пирамидальной системе, будут обгонять и перекрывать ту сигнализацию, которая осуществляется через многозвенные нервные цепи экстрапирамидальной системы; и в мотонейронах при столкновениях импульсов будут иметь преимущество те импульсы с коры, которые направлены по пирамидальной системе. Эти отношения вновь напоминают и подтверждают нам физиологическое значение принципа «общего пути». Пирамидальная система представляет собою главные выводящие, эфферентные пути коры большого мозга. Это — система спрямленных путей от коры к сегментарным мотонейронам; впервые появляется она в связи с развитием высших рецепторов на расстоянии — предупредительной рецепции зрения и слуха.

Древняя экстрапирамидальная система у высших животных обслуживает главным образом позно-тоническую иннервацию; мозжечок опирается на работу экстрапирамидальной системы, которая состоит из многих промежуточных звеньев, построенных из сравнительно коротких нейронов.

Противопоставление и связь экстрапирамидальных и пирамидальных путей совпадают со схемой Ш е р р и н г т о н а. Пока пирамидальной системы нет — все реакции осуществляются через экстрапирамидальную систему. С появлением пирамидальных путей обслуживание быстрых и срочных реакций переходит преимущественно к ним. Они подчинены в особенности органам высшей рецепции, системе предупредительной рецепции на расстоянии, с развитием которой так тесно связано развитие коры большого мозга.

К изучению высших рецепторов мы и подойдем в следующем разделе курса.

ЛЕКЦИЯ XIX

РЕЦЕПЦИЯ КОНТАКТНАЯ И РЕЦЕПЦИЯ НА РАССТОЯНИИ

Прежде чем изучать «distans receptors» — «рецепторы на расстоянии» или предупредительную рецепцию, мы обобщим и дополним сведения о контактной рецепции.

Наиболее ярким представителем контактной рецепции является кожная чувствительность. Вспомним ведущий опыт Г о р в и ч а. С его помощью мы разложили нашу кожную рецепцию на 4 модуса:

1) Б е з б о л е з н е н н у ю т а к т и л ь н у ю ч у в с т в и т е л ь н о с т ь, которая способна очень быстро адаптироваться, т. е. сводить на нет восприятие текущего раздражителя, оказавшегося монотонным. Так, палец, погруженный в ртуть очень скоро прекратит восприятие равномерного давления ртути и будет ощущать только «кантик», границу поверхности раздела ртути с воздухом, так как относительное смещение и деформация элементов кожи (играющие существенную роль в тактильной рецепции) будут давать себя знать длительно только здесь.

Температурную, также довольно быстро адаптирующуюся чувствительность, в которой надо отдельно рассматривать

2) х о л о д о в у ю чувствительность и

3) т е п л о в у ю чувствительность; наконец,

4) болевую чувствительность; она также в большой мере осуществляется через кожу; однако мы знаем ее и в области интероцепции в виде болезненных восприятий от внутренних органов. Указывались специальные нервы для проведения боли. Считалось, что примером такого чисто болевого нерва является *n. splanchnicus*; от внутренностей, как думали, может доходить только боль, никакие другие ощущения не доходят. Без сомнения, болевые ощущения, как и все прочие ощущения, могут возникать лишь при наличии коры большого мозга, работа же внутренностей и деятельность *n. splanchnici* не прекращается и у децеребрированных животных; значит, вся нормальная деятельность *n. splanchnici* проходит при импульсах более слабых, чем пороговые болевые импульсы, при достижении же порога боли мы имеем дело с сигнализацией о начинающихся аномалиях во внутренностях или в самом *n. splanchnicus*. Болевая чувствительность не оказывает адаптации.

Безболезненную — тактильную рецепцию приходится сближать по преимуществу с тою формою восприятия, которую мы привыкли называть осязанием. Осязанию же мы приписываем с достаточными практическими основаниями значение наиболее тонкого, точного и достоверного осведомителя об окружающих нас вещах. В отношении точности осведомления рядом с осязанием мы привыкли на практике сопоставлять только зрение. Недаром в обыденном, да и в философском языке принято говорить об «осязательной наглядности», как признаке ясного и точного понимания вещей. Опыт Горвича дает нам возможность оценить бесподобные особенности тактильной рецепции, связанные с высокой лабильностью ее аппаратов и проводников, со сниженностью ее порогов, с крайней малостью порогов различения в пространстве и во времени. Уже в самые первые, ничтожно краткие моменты соприкосновения с поверхностью печи, пока не дает себя заметить ощущение тепла и, тем более, ощущение боли от ожога, рука уже успевает собрать множество точных показаний относительно формы поверхности, с которою вошла в соприкосновение, ее шероховатости или гладкости, ее кривизны в определенных направлениях и т. д. Очевидно, что рецепция здесь всегда множественна, ибо зиждется на сопоставлении одновременных и последовательных данных с целой группой точек. Иначе, как можно воспринять и оценить кривизну?

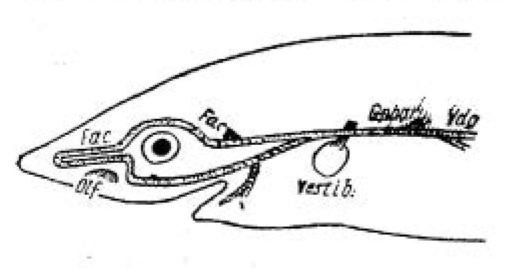


Рис. 27. Схема аппарата боковой линии акулы.

Тактильная рецепция развита в особенности в дистальных, наиболее центробежно выдавшихся частях тела и их покровах: в концах пальцев, на конце языка, на конце хобота у слона, на хвосте крысы, на концах крыльев летучей мыши.

У человека и приматов тактильная рецепция связана с так наз. Мейснеровыми тельцами кожи, у других животных с тельцами Пачини и Меркеля. Температурная рецепция связана, повидимому, с тельцами Краузе и Руффини. Наконец, болевая рецепция — с нервными ветвями, свободно заканчивающимися в коже без специальных гистологических образований на конце.

Орган боковой линии. Помимо четырех модусов кожной рецепции, рассмотрим еще один важный вид контактной рецепции, который встречается у большинства водных форм позвоночных животных.

К кожной рецепции относится также орган боковой линии, имеющий большое значение у рыб и амфибий. Схема расположения левой боковой линии у одного вида акулы представлена на рис. 27.

Рецептивное поле ее боковой линии составляет полосу вокруг глаз, ротовой щели и вдоль тела; это вдавленный в поверхность тела желобок с ответвлениями, выстланный эпителием с нервными клетками.

У более высоких форм этот желобок начинает превращаться в замыкающуюся трубку. Вся система билатерально симметрична.

Роль боковой линии достаточно выяснена. Опираясь на ее показания, рыба удерживает симметричную установку тела по отношению к жидкой среде, струящейся под влиянием своего течения навстречу животному, или под влиянием быстрой локомоции самой рыбы. Мы знаем наклонность рыб устанавливаться в покойном состоянии навстречу течению воды. Кроме того, боковая линия ориентирует, повидимому, в меняющихся условиях давления.

Какие нервы обслуживают боковую линию?

Прежде всего лицевой нерв (*n. facialis*). У высших животных лицевой нерв является исключительно двигательным. Спрашивали, куда девался парный ему сензорный нерв? По близости расположения ядер в продолговатом мозгу считали, что парным сензорным нервом для двигательного нерва лицевого является акустикус. Обнаружив, что у рыб фациалис боковой линии является чувствующим нервом, нашли, куда пропал у высших парный двигательному фациалису нерв: он утратился вместе с утратой жабер (так как у рыб жабры иннервируются тоже фациалисом) и с утратой боковой линии. Кроме фациалиса, боковая линия обслуживается и рядом других нервов. Для средней части ее чувствующим нервом является глоссофарингеус; каудальная часть боковой линии иннервируется вагусом.

Орган боковой линии является экстероцептором, ориентирующим положение (позу) рыбы в жидкой среде.

Взаимоотношение боковой линии с высшими центрами. В 1924 г. американский исследователь в области сравнительной физиологии Геррик показал, что у рыб система вестибулярного лабиринта, связанная с мозжечком, имеет теснейшую увязку с экстероцепцией и, в частности, с системой боковой линии. В совокупности эта рецептивная группа приборов характеризует собою «палеорецепцию» древних водных позвоночных. Благодаря тесной увязке с отолитовыми органами, рыба приобретает возможность ориентировать тело не только билатерально симметрично, но и спиной вверх.

Удаление отолитовых органов у рыбы изменяет позу оперативного покоя: животное поддерживает ее теперь безразлично теменем и вверх и вниз (вверх брюхом). Если такую рыбку без отолитов и плавающую вверх брюхом, но сохранившую зрение, внезапно осветить, она как бы «спохватывается» и быстро переворачивается в нормальное положение. Утратив опору на отолиты, рыба способна еще корректировать свое положение по зрительным признакам. Таким образом, зрительный аппарат у рыб может влиять на позу, может управлять ею, пока сохранен мозжечок или ему эквивалентные центры. Таким образом, при «палеорецепции» мозжечок оказывается связанным с экстероцепцией. С переходом к «неорецепции» воздушных форм позная иннервация переносит свою ориентировку с экстероцепции боковой линии на мышечную проприоцепцию.

В соответствии с этим в филогенетическом развитии органов чувств мы, вслед за Герриком, можем различать:

1) палеорецепцию, где вестибулярный аппарат и мозжечок основным образом увязываются с экстероцепцией (в частности с боковой линией);

2) неорецепцию, где эти приборы, в связи с переходом к наземной жизни и утратой боковой линии, увязываются уже с вновь приобретаемым аппаратом проприоцепции.

Отметим наличие очень массивного мозжечка у многих рыб, в частности у акул; авторы сопоставляют это с исключительно тонкой ориентировкой этих форм в водном пространстве, тонким разнообразием поведения в своем жизненном пространстве. Особенно ярко это значение массы мозжечка видно при сравнении рыб с наземными амфибиями. Малый диапазон подвижности последних как будто соответствует ничтожному развитию мозжечка. Что касается собственно боковой линии, то у водных амфибий боковая линия развертывается сложнее, чем у рыб. У саламандры боковая линия окружает рот, подбородок, жаберные щели и продолжается тремя полосами (дорсальная, средняя и вентральная) по сторонам тела. В соответствии с развитием рецептивного поля совершенствуется и тонкость восприятия с боковой линии. Можно наблюдать, как тритон, лишенный всякой другой рецепции, кроме боковой линии, оказывается способным заметить очень деликатные раздражения с расстояния, например, легкие колебания вибратора, отставленного далеко от подопытного животного.

Таким образом, аппарат боковой линии в наиболее совершенной форме своей представляет ту особую категорию кожной чувствительности, которая из аппарата контактной рецепции постепенно превращается в аппарат рецепции на расстоянии. Когда дело идет о восприятии дальнего вибратора, боковая линия из слуги вестибулярного лабиринта начинает перестраиваться в слугу собственно слухового лабиринта.

К той же категории — переходной от контактной к дистантной рецепции — относятся, например, совершенные тактильные приборы у некоторых воздушных форм животных, скажем, у летучих мышей. Голые части их тела — на летательной перепонке, на ушах и вокруг рта — снабжены многочисленными чувствительными волосками; корень каждого волоска охвачен кольцевым нервным образованием. Совершенство этих приборов было показано в старых опытах: в комнату, где были протянуты нити с маленькими колокольчиками, впускались летучие мыши с заклеенными глазами. Быстро и уверенно летая по комнате, мыши все же ни разу не задевали крыльями за нити. Повидимому, их тактильный аппарат способен улавливать те ничтожные колебания воздуха, какие возникают вокруг эластически вибрирующих нитей. Этот аппарат справедливо может быть назван переходной формой к рецепторам на расстоянии. Рецептор на расстоянии — это рецептор, способный различить и воспринять в среде источники раздражения, хотя бы и далекие от непосредственного контакта с животным.

Рецепция растворов. В широком смысле «химическая чувствительность» включает в себя столь качественно различные рецепции, как кислотная рецепция покровов лягушки, вкус и обоняние различных животных. Все эти рецепции имеют то общее, что являются рецепциями растворенного состояния веществ: химические вещества, попав на специализированные клетки слизистых оболочек, действуют на их нервные элементы только по мере своего растворения. Физиологически необходимо различать по конечному эффекту и по характеру химического раздражения группу чисто защитных спинальных рефлексов на химическое раздражение кожи, вроде известных всем рефлексов Тюрка; затем группу очень специальных рефлексов вкусового характера в ответ на раздражение определенными материалами пищевого значения определенных же рецептивных полей и гистологических приборов. Наконец, в качестве исключительно деликатного химического рецептора на расстоянии

обращает на себя внимание обоняние. Рассмотрим взаимоотношения между аппаратами различной химической рецепции.

Химическая чувствительность кожи и вкусовая рецепция. Мы уже знаем пять модусов кожной чувствительности; спинальная химическая рецепция является шестой ее разновидностью.

Примером спинальной химической рецепции может служить та чувствительность кожи, которая дает известные нам защитные рефлексы Тюрка, тонко зависящие количественно от концентрации кислоты. Лягушка сбрасывает лапкой с кожи бумажку, смоченную слабым раствором минеральной кислоты, или выдергивает лапку из раствора тем скорее, чем крепче раствор. Вполне аналогичные защитные рефлексы удаления раздражителя или удаления от раздражителя Паркер мог установить на рыбах. Так же, как и у лягушки, эти защитные рефлексы на химические раздражения кожи прекращаются, если перерезать задние корешки спинного мозга. Очевидно, это типичная сегментарная чувствительность спинного мозга с соответствующими спинальными рефлексами довольно однообразного охранительного типа. Но кроме этих рефлексов, Паркер установил у золотой рыбки, также у некоторых сомовых и карповых рыб, существенно другой тип рефлекса в ответ на подведение к боку животного струйки мясного сока, или кусочка ваты, пропитанной мясным соком. Это будут рефлексы уже не удаления раздражителя, но сближения с раздражителем. При ближайшем изучении оказалось, что этого рода рефлексы связаны с присутствием в коже таких рыбок чувствительных элементов, очень похожих на вкусовые луковички. Оказалось далее, что иннервируются они лицевым нервом; после перерезки лицевого нерва они перерождаются. Как видим, лицевой нерв сохранил еще у рыб свои эфферентные функции, тогда как у млекопитающих мы застаем его в качестве чисто двигательного проводника. При этом у названных рыб лицевой нерв несет на себе вкусовую рецепцию, поле которой может простираться по покровам тела почти до хвоста.

Таким образом, в филогении поле вкусовой рецепции постепенно сужается. Занимая вначале большую поверхность покровов тела далеко за пределами рта, оно сводится впоследствии лишь к ограниченным поверхностям во рту. Так сужается оно и в онтогенезе; у младенца вкусовые восприятия получаются со значительно большей площади; у него в рецепции вкуса участвуют губы, углы рта, большая часть нёба. Если у названных рыб перерезать *n. facialis*, но сохранить спинальные корешки, кислотные защитные рефлексы сохраняются, а вкусовые рефлексы сближения с раздражителем исчезают.

Обоняние. Помимо сегментарно-кислотной и вкусовой чувствительности Паркер мог различать у водных форм и специально обонятельную рецепцию, сопровождающуюся чисто агрессивными рефлексами нападения на раздражителя и преследования его. Если у рыбок сохранены обонятельные нервы и *lobi olfactorii* в мозгу, они атакуют кусочки мяса или отрезки червя, брошенные в бассейн, хотя бы эти пищевые приманки были замаскированы полотняными мешочками. Это третий, вполне самостоятельный аппарат химической рецепции и на этот раз это химическая рецепция на расстоянии со специальными рефлексами хорошо ориентированного нападения на предмет.

У некоторых рыб этот аппарат развит особенно высоко. Акулы имеют мощные обонятельные доли; хорошо известно, как упорно акулы преследуют корабль, чтобы поживиться его отбросами. Икскюль показал, что ослепленная акула в несколько минут находит пищу, брошенную в бассейн в 15—20 м от нее. Недаром Эдингер характеризовал сам

большой мозг акулы, как гипертрофию обонятельных долей. Обоняние является для них главным рецептором на расстоянии. Ведущая ориентировка на расстоянии задается обонятельной системой, впрочем, еще у большинства и наземных форм.

О тонком механизме химической рецепции в периферических приборах почти ничего не известно. Замечательно, что температурный коэффициент для вкуса и обоняния равен приблизительно единице, т. е. не предполагает собственно химической реакции в рецепторе. Тонкость химической рецепции и мощность стимулирующего ее действия на центры могут достигать очень высокого уровня. Ничтожные следы экстракта из морской звезды, опущенные в воду, побуждают пектена бежать в сторону. Зрение такой реакции не производит. Пектен узнает своего врага на расстоянии по «обонятельным сигналам», но не по оптическому облику.

В превосходной книге Фабра «Энтомологические воспоминания» мы встречаем поразительные примеры химической рецепции у наземных, в особенности у бабочек. В местности, где бабочка *Lasiocampa quercus* является довольно редкою формою, можно видеть, как набирается до 60 самцов этого вида в день у окна той комнаты, где вылупилась самка. Если самка будет покрыта колпаком, а тарелка, на которой она сидела, унесена вглубь комнаты, самцы пролетают мимо колпака к тарелке, где остались следы самки. Майер в 1900 г. проверял эти наблюдения Фабра таким образом. Несколько самцов бабочки *Collosamia promathia* были перевезены на остров, где этого вида никогда не бывало, и размещены на разные расстояния от места, где вылупляется самка. Все самцы, оказавшиеся на расстоянии 100 футов с подветренной стороны от места появления самки, тотчас за ее появлением устремляются в ее сторону. Кэллог в 1907 г. показал, что реакция этого рода совершенно исключается, если у самки удалены железки в задней части тела или если у самца обрезаны антенны.

Описанную химическую рецепцию насекомых не назовешь иначе, как обоняние. Но спрашивается, является ли «обонянием» описанная у водных форм химическая чувствительность на расстоянии? В связи с этим разберем абстрактное рассуждение Нагеля об отсутствии обоняния у водных форм.

Нагель логически — безупречно с формальной стороны — доказывал, что у водных обитателей вообще нельзя говорить об обонянии, ибо там рецепция может быть только в отношении растворов, а растворы рецепируются одинаково и слизистыми оболочками и покровами. Однако мы с вами видели из прекрасных данных Паркера, что и по проводящим путям, и по центральному субстрату, и по конечному типу реакции приходится отчетливо различать не менее трех раздельных аппаратов химической рецепции рыб. Раздражая растворами серной кислоты покровы рыбы, мы получаем защитные рефлексы, подобные лягушечьему кислотному рефлексу Тюрка. Нет сомнения, что это спинномозговые рефлексы. Сверх их Паркер отмечает особую вкусовую рецепцию покровов рыбы. Реакции здесь уже не защитные, это рефлексы сближения с раздражителем. Рыбы сближались со струйкой мясного экстракта или с ваткой, смоченной им. Поле этой рецепции, как мы говорили, разбросано по поверхности тела и иннервируется уже не спинальными корешками, но с фациалиса; значит, это рефлексы — уже не спинномозговые, а связанные с продолговатым мозгом, хотя конечные рецепторы размещены по всей поверхности. Кроме этих рецепций стало очевидно наличие и обонятельной рецепции у рыб. В разные места аквариума были опущены полотняные мешочки. Все мешочки были с виду одинаковы, но рыбы с расстояния безошибочно направлялись избирательно к мешочкам с червями,

отличая их от пустых. С удалением ольфакторной системы избирательная реакция утрачивалась.

Позднее Ольмстед показал, что зрение, вообще близорукое у водных форм, даже еще мешает чистоте опыта Паркера на рыбах; ослепленная рыбка гораздо решительнее идет на мешочки с пищей, так как руководствуется уже только ольфакторной рецепцией. Зрительная ориентировка тормозит и замедляет обонятельные реакции, ибо рыбка в ее присутствии оказывается «осмотрительнее». Рыбка, влекомая запахом, с помощью глаз разбирается: нет ли подвоха? Без зрения ольфакторные реакции осуществляются более однозначно.

Таким образом, утверждение Нагеля, абстрактно бесспорное, поскольку и вкус и обоняние — все это рецепции на растворы, по существу и практически совершенно несостоятельно, поскольку дифференцировка химической рецепции на спинальную, вкусовую и обонятельную доказана с очевидностью и по морфологическим и по физиологическим признакам. При этом на обонятельную рецепцию ложится по преимуществу роль ведущего фактора в поведении рыб и многих других водных и наземных форм. Ведущие рефлекторные влечения этих форм стимулируются по преимуществу обонятельными сигналами с расстояния. Влечения эти подчиняют себе течение рефлексов в спинальных сегментах на местные раздражения. Что же касается высших рецепторов зрения и слуха, то у рыб они играют преимущественно роль корректоров по отношению к ведущему влечению, начатому и поддерживаемому обонянием.

На основе разобранных рецепций у рыб могут образовываться условные рефлексы в смысле И. П. Павлова. Это показывают опыты Штрикка в 1924 г. на гальянах. Вначале рыбка бросается на мешочки и с чистым мясом и с мясом горьким (пропитанным хинином); но первое — она глотает, второе — выплевывает. В следующие дни опытов, когда все мясо дается только горькое, рыбки волей-неволей начинают глотать горькое. Это значит, что голод и обонятельное влечение одерживают верх над вкусовым отрицательным рефлексом: вещества, отвергнутые контактной вкусовой коррекцией, начинают приниматься. Затем таким рыбкам, дрессированным в течение 3—4 недель на горькое, даются кусочки ваты, пропитанные соленым, сладким, кислым, горьким. Рыбки берут только горькие ватки. Выработалась условная связь; и теперь, если у них удаляется передний сегмент головного мозга вместе с *lobi olfactorii*, или даже весь передний мозг, то условная связь сохраняется. Утратив совершенно агрессивную реакцию на обоняние, рыбки продолжают выбирать по старой памяти горькое, если оно дается не на расстоянии, а непосредственно.

Таким образом, вкусовая рецепция рыб является контролем при непосредственном соприкосновении, но она перекрывается обонятельной системой и подчиняется последней.

В опытах Штрикка можно было убедиться, что рыба различает своей вкусовой рецепцией те же четыре качества, что и человек: горькое, кислое, соленое и сладкое.

Что касается обоняния, то у человека психологическая литература отмечала его отличительную черту в том, что нет возможности охарактеризовать его конечным числом доступных качественных различений, как это возможно было сделать для четырех качеств вкусового различения. Для обонятельных различений отмечается их «предметность» и, соответственно, столь же неопределенно большое разнообразие возможных дифференцировок, как неопределенно велико разнообразие различаемых нами предметов. Мы говорим: пахнет мясом, сыром, плесенью, пôтом, гарью, мышами, портвейном и т. д. и т. д. Дело идет, очевидно,

об аппарате, направленном на различение именно предметов, а не отдельных ощущений. Подобно тому и животное, судя по его реакциям на обонятельную рецепцию, имеет в ней разнообразнейшие химические сигнализации о приближении или удалении предметов, способных вызывать биологически мотивированное влечение, положительное или отрицательное.

Что касается относительных порогов возбудимости химических рецепторов, о них можно судить по следующим цифрам. Для получения кислотных рефлексов Тюрка на лягушке и рыбе пороговая концентрация серной кислоты: 0,05 моля на 1 л воды. Для вкусового восприятия от той же кислоты в языке человека: 0,000004 моля на 1 л воды. Для обонятельного восприятия пороговые количества веществ: серный эфир 0,0005—0,005 мг на 1 л воздуха; тринитро-бутилтолуол 0,00001—0,000005 мг на 1 л воздуха; меркаптан $\frac{1}{23\,000\,000}$ мг на 1 л воздуха.

ЛЕКЦИЯ XX

ГОЛОВНЫЕ СЕГМЕНТЫ МОЗГОВОГО СТВОЛА

В прошлый раз мы разбирали одного из представителей того класса рецепторов высшего порядка, которые являются рецепторами на расстоянии. Как правило, рецепторы на расстоянии приурочены к передним, головным сегментам тела и направлены на рецепцию источника раздражения более или менее задолго до непосредственного контакта с ним. Биологически довольно понятно, почему именно в головных сегментах должны были культивироваться такие аппараты предупредительной рецепции на расстоянии. Тело животного движется по преимуществу в сторону головного конца. Головным сегментам приходится в первую очередь встречать и испытывать на себе физиологическое значение тех новых и новых условий и предметов среды, которые лежат на пути и в сторону которых тело увлекается «вслепую» рефлекторною работою низших сегментов, стимулирующихся на местах текущим контактом с тем, что под ногами. Вспомните образцовое сегментарное животное, вроде сороканожки. При отсутствии головных сегментов его тело предается настойчивой локомоции с превосходно координированной ритмикой конечностей; локомоция эта заносит наш обезглавленный препарат безразлично во все те обстановки и условия, которые оказываются на пути, хотя бы они были непосредственно гибельны для животного. Ответственное передовое положение головных сегментов выражается в том, что в их распоряжении, во-первых, есть ганглиозные аппараты, способные срочно прерывать или перестраивать текущую локомоцию и рефлекторную работу всех прочих сегментов, и, во-вторых, в них есть рецепторы, способные отметить приближение к источникам раздражения еще до непосредственного контакта с ними по ничтожно малым следам соответствующего раздражения. Можно было бы ожидать заранее, что такие рецепторы в головных сегментах должны обладать очень низкими порогами, т. е. начинать возбуждение по поводу уже ничтожно малых количеств раздражения. Для обонятельного рецептора мы и видели, что уже ничтожные следы веществ, выделяемых железками самки, отмечаются тентакулами самца с тем, чтобы определить затем с высокой точностью поведение последнего. Подобно тому пороговые количества энергии, требующиеся для стимулирования органа слуха, соответствуют по порядку величины $1 \cdot 10^{-10}$ эрга, для зрения $1 \cdot 10^{-12}$ эрга, в то время как минимальное количество энергии, требующееся для возбуждения обнаженного нерва электрическим током, достигает $1 \cdot 10^{-4}$ эрга. Вспомним при этом, что нерв обладает со своей стороны значительно большей возбудимостью по отношению к непо-

средственно приложенному электрическому току, чем мышцы, железы и другие органы, пускающиеся в действие через посредство нерва. Поэтому мы можем сказать так. Если нервы являются теми воротами, через посредство которых возникают облегченным образом возбуждения в мышцах и железах, то рецепторы и, более всего, рецепторы на расстоянии, являются теми органами, через посредство которых уже ничтожные по величине раздражения могут служить мощными определителями для поведения животного в целом.

Когда мы говорим о рецепции на расстоянии и о реакциях на расстоянии, мы имеем в виду расстояние, во-первых, в пространстве — от реагирующего животного до источника раздражения и, во-вторых, во времени, как срок, в течение которого реакция, начатая на расстоянии, доводится до контакта животного с раздражителем или, напротив, до совершенного удаления из сферы влияния раздражителя. Если реакция, начатая на расстоянии в виде сближения животного с источником раздражения, доводится до контакта с последним, то в момент контакта вступают в силу уже контактный рецептор и соответствующий ему местный рефлекс. Этот последний может служить или подкреплением и завершением реакции, начатой с расстояния (например, когда рыбка хватает и проглатывает кусочек пищи, на который была нацелена ее локомоция по обонянию и который оказался подходящим на вкус); или он может повести к действию противоположному (например, когда рыбка выплевывает схваченный было кусочек, но оказавшийся отвергаемым на вкус). Контактный рефлекс на вкусовой рецептор оказывается у рыбки на положении корректора для рефлекса на расстоянии, начатого с обонятельного рецептора. В данном случае у рыбы доминирующим рефлексом является именно обонятельный, им обеспечивается ведущее влечение животного к предмету в его среде; вкусовой рефлекс возникает уже вторично, по поводу обонятельного, и оказывается на положении коррекции к нему. У рыбы, с ее близорукой оптикой, и зрительные рефлексы оказываются на положении преимущественно корректоров к доминирующим обонятельным реакциям. Вспомним, что в попытках приближения к привлекательным мешочкам с мясом нормальная рыбка действует значительно медленнее и «осмотрительнее», чем рыбка, предварительно ослепленная. Однако, взаимоотношения между рецептивными системами в животном царстве многократно и разнообразно перестраиваются. С выходом к воздушному образу жизни, начиная с двоякодышащих рыб и выше, животные переносят доминирующую ориентировку все более на зрение. У хищных птиц зрительный аппарат среди рецепторов на расстоянии решительно преобладает.

Мы можем условно называть те рецепции и реакции на расстоянии, которыми задаются ведущие направления в поведении животного, рефлекторными влечениями, тогда как рецепции и реакции, по которым вносятся вторичные модификации в ведущее влечение, рефлекторными коррекциями. Как мы видели, аппараты, на которых развиваются влечения, и аппараты, которыми обеспечиваются коррекции, могут обмениваться ролями. Если у акулы зрение лишь корректирует обонятельное влечение, когда животное находится уже более или менее близко у цели, то у орла отношение между зрительной и обонятельной реакцией обратное.

У человека обмен ролями между аппаратами влечения и аппаратами коррекции может совершаться относительно очень быстро; очень подвижно и быстро могут сменяться те переменные щупальца, которые выставляются

вперед для предварительного распознавания предстоящей среды. Практически дело идет о достаточно быстром распознавании ближайшего и контактного значения для тех, на первый взгляд индифферентных, сигналов издали, которые приносятся оптикой или акустикой. Дело идет о задаче достаточно своевременного предотвращения вероятных последствий от контактного соприкосновения с тем, что воспринимается на расстоянии то как оптический образ — «волк», то, на еще большем расстоянии, как акустический образ — «волчий вой». Ближайший и контактный смысл дальних рецепций на расстоянии приобретается, конечно, лишь из опыта. Чтобы убедительно знать конкретный смысл дальнего сигнала о приближении волка, лучше всего, конечно, испытать в непосредственном опыте контактное соприкосновение с последним. Менее наглядно и менее достоверно, но более безопасно будет осведомление окольным путем из предупреждений со стороны других, испытавших, что такое волк.

Из столкновений между рефлекторными влечениями и рефлекторными коррекциями слагается и расширяется опыт животного, поскольку над унаследованными, или «безусловными» рефлексами, в смысле И. П. Павлова, будут наслаиваться и закрепляться новообразующиеся рефлекторные навыки, или «условные рефлексы», в смысле И. П. Павлова. Если верно, что за взрослый период жизни животного ганглиозные клетки не могут делиться и размножаться, то вновь приобретаемые условные рефлексы выражают собою выработку все расширяющегося числа сензорных поводов для рефлекторного применения постоянного числа мотонейронов. Задача формулируется так: как обойтись при помощи конечного данного количества исполнительных эфферентных приборов в непрестанно обновляющейся, безгранично изменчивой среде? Дело идет о все новом и новом расширении раструба в Шеррингтоновской воронке, причем с закреплением каждого нового сензорного повода будут вноситься все новые и дополнительные потребности координации в синапсах пред исполнительными путями. Новообразование рефлексов и появление условных рефлексов связаны с работой аппаратов рецепции на расстоянии, т. е. с головными сегментами по преимуществу. Поэтому у человека и у высших млекопитающих они становятся невозможными при отсутствии коры полушарий большого мозга. У животных, не имеющих коры полушарий, новообразование рефлексов осуществляется дальнейшими приборами переднего, межуточного и среднего мозга. Рефлексы, новообразованные в качестве рефлекторных коррекций по поводу реакций влечения на расстоянии, могут затем сохраняться в приборах мозгового ствола и тогда, когда передние части мозга с ведущим рецептором на расстоянии будут удалены. Вспомним, как в опытах Штрикка рыбки, вынужденные голодом брать горькие (пропитанные хинином) кусочки мяса и затем, в силу дрессировки, выбирающие только горькие кусочки из массы кусочков с различными вкусовыми качествами, продолжают этот отбор горьких кусочков и тогда, когда передний мозг и *lobi olfactorii* удалены.

Многократно употреблявшаяся временная связь между вкусовым прибором и глотательным прибором в мозговом стволе закрепляется и становится стационарной, несмотря на удаление аппарата для обонятельной рецепции и обонятельного влечения, по поводу которых предыдущая временная связь образовалась. Закрепившаяся временная связь, впрочем, менее прочна, чем связь врожденная. Что касается вопроса о том, как закрепляется новая связь и каков механизм этой связи, то общепризнанного однозначного ответа тут пока все еще нет.

По мысли Шеррингтона головной мозг надо рассматривать как ганглиозную надстройку над системами рецепции на расстоянии. Мы

подошли вплотную к вопросу о том, как органы рецепции на расстоянии увязываются между собою и с другими отделами нервной системы в головном мозгу и как они влияют на само развитие высших центров до коры мозга включительно. Сделаем самый краткий очерк филогенетического развития нервных ядер в развертывающемся мозгу в связи с изменениями в поведении животного.

Головные сегменты мозга. Сделаем самый краткий очерк филогенетического развития ганглиозных образований в головных сегментах мозга в связи с изменениями в поведении животного.

В недавнем прошлом было принято видеть в трех эмбриональных пузырях передней части медуллярной трубки зачатки переднего мозга, среднего мозга и заднего мозга. Таким образом, полость переднего пузыря соответствовала бы 3-му желудочку взрослого мозга, полость второго пузыря превращалась бы в Сильвиев водопровод, а третий пузырь отвечал бы ромбовидной ямке продолговатого мозга. Порядок возникания отдельных ганглиозных образований головного мозга в названных пузырях побудил пересмотреть отношения между последними, и в Базельской номенклатуре принято обозначать эмбриональные пузыри, как конечный мозг (*Endhirn*), межуточный мозг (*Zwischenhirn*) и средний мозг (*Mittelhirn*), причем на первый из них ложится развитие паллиума и *striatum*, на второй — развитие *thalami optici* с ядрами *hypothalami*, а на третий — развитие зачатков будущего четверохолмия, красного ядра и *substantia nigra*. Следовательно, образование Сильвиева водопровода ложится на полость третьего пузыря.

Аналогично всему прочему мозговому стволу и в головных сегментах мозга приборы сензорного значения закладываются в дорсальной половине, приборы моторного значения — в вентральной половине субстрата. Так, *thalamus opticus* и зачатки четверохолмия закладываются дорсально, а *striatum*, *hypothalamus* и *nucleus ruber* с сопровождающими его образованиями закладываются вентрально. Эта последовательная цепь двигательных образований: *striatum*, *hypothalamus* и *nucleus ruber* — составляет начало древнейшей двигательной системы, именно так наз. «экстрапирамидальной двигательной системы», для которой характерно отсутствие длинных и спрямленных путей от головного мозга к медуллярным и спинальным двигательным сегментам, тогда как «пирамидальная двигательная система», являющаяся органом управления сегментарными двигательными приборами со стороны коры головного мозга, характеризуется именно непосредственными сообщениями от головных ганглиев до станций назначения посредством длинных, спрямленных путей. Экстрапирамидальная двигательная система обслуживается короткими последовательными невронными сообщениями от сегмента к сегменту; для нее типичны такие многозвенные связи, по необходимости более медленные в передаче сигналов к конечным станциям назначения, тогда как со вступлением в работу пирамидальной двигательной системы, сверх древней, сложной и медленной системы сообщений, головной мозг приобретает возможность направлять быстрые и срочные сигнализации ко всем тем конечным станциям, до которых достигают аксоны пирамидальных клеток.

Сходно с тремя начальными вздутиями мозга зародыша, мы находим три типичных отдела мозга (конечный, межуточный и средний) у низших классов позвоночных.

Изобразим эти отделы для облегчения запоминания на крайне упрощенной схеме (рис. 28):

А) для рыб и *В*) для зауропсид — чтобы показать, какие существенные перестройки произошли в мозгу в связи с переходом от водного

образа жизни к жизни в воздушной среде, т. е. в связи с основной перестройкой в характере рецепции и ориентировки в среде.

Схема *А* показывает, что особенно характерным для мозга низших позвоночных, обитающих в водной среде (например, рыб), является следующее:

1) «Паллиум», т. е. «плащ», «покрышка мозга» — будущая кора, еще не содержит нервных элементов, не имеет связей ни с рецепторами, ни с нервными ядрами.

2) Нет коры — нет и развернутых *thalami optici*; вместо зрительных бугров в верхней части межуточного мозга лежит лишь маленький *ganglion habenulae*. (Любопытно, что человеческие уродцы, родившиеся без больших полушарий — ацефалики, тоже не имеют развернутого таламуса, но они все же имеют этот обонятельный таламус в виде *g. habenulae* и обнаруживают вместе с тем только обонятельную восприимчивость в области высшей рецепции.)

3) Важнейшим двигательным ганглием является здесь *corpus striatum*. Это — самый передний из вентральных приборов нервной системы, а вентральные приборы по преимуществу двигательные. Значит, стриатум — самый древний высший двигательный регулятор животных. От него исходят пути экстрапирамидальной системы. Они проходят через несколько ганглиозных этапов головного мозга и продолжаются к мотонейронам передних рогов спинного мозга.

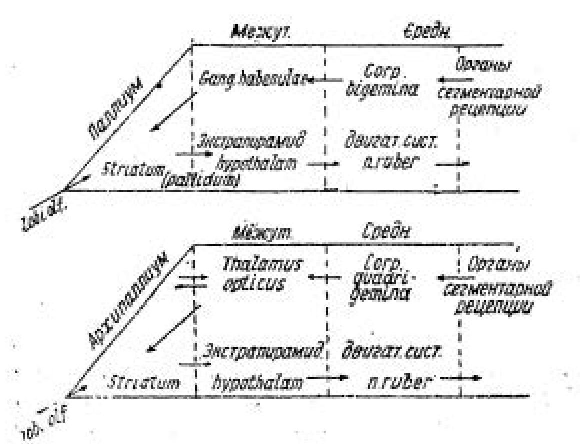


Рис. 28. Сравнительная схема расположения органов в головных сегментах мозгового ствола рыб *(А)* и зауропсид *(В)*.

Мы уже видели ранее, что одним из важных ганглиев экстрапирамидальной системы является красное ядро; над ним командуют субталамические центры и над ними командует стриатум. Таким образом, стриатум — высший регулятор двигательной экстрапирамидальной системы; ему подчиняется и красное ядро со всею дальнейшею цепью двигательных приборов мозгового ствола.

4) Важнейшим рецептором на расстоянии у таких водных животных является обоняние. Обонятельный тракт связан как с *corpus striatum*, так и с обонятельным отделом *thalami*; обоняние является здесь единственной системой рецепций, которая имеет свой высший ганглий в п е р е д н е м м о з г у, тогда как слух и зрение еще не связаны с передним мозгом; они обслуживаются пока лишь первичными ядрами в средних частях мозга. Еще нет четверохолмия (которое явится и зрительным и слуховым ганглием), а есть лишь двухолмие — *corpora bigemina*.

До появления таламуса хиазма зрительных нервов подходит к двухолмию, а первичное ядро слухового нерва лежит в продолговатом мозгу. Таким образом, управление слухом и зрением у таких животных осуществляется по преимуществу средним и продолговатым мозгом.

Указанным морфологическим отношениям соответствует поведение этих животных. Обоняние является ведущим рецептором на расстоянии у этих «обонятельных животных». Зрение и слух, находясь на примитив-

ной ступени развития и не имея «представительства» в переднем мозгу, в биологии животного сдвинуты на положение корректирующих органов.

Относительные массы головного мозга в теле животных, отвечающих схеме *А*, будут от 0,02% (рыбы) до 0,08% (амфибии).

Первое высыпание нервных элементов в паллиумы наблюдается с выходом позвоночных к жизни в воздушной среде, когда рецепция на расстоянии, рядом с обонятельной, становится зрительной и акустической.

Морфологические отношения, близкие к схеме *В*, мы найдем у тех животных, поведение которых связано с жизнью в воздушной среде. Значение среды видно здесь выразительно. Но у всех *Sauropsida* мы находим в головном мозгу значительные качественные новости по сравнению с низшими позвоночными:

1) Паллиум из простой покрышки превратился здесь в однослойный нервный «архипаллиум», т. е. в зачаток коры «головного мозга». Это так с того момента, как в паллиуме появились нервные клетки и одновременно началась дифференцировка боковых желудочков.

2) Обоняние, помимо старых связей, увязывается и с зачаточной корой; архипаллиум можно считать еще «обонятельной корой». Но по мере того, как потребности жизни в воздушной среде привлекают к делу зрение и слух в возрастающей степени, кора становится станцией сопоставления акустико-зрительной рецепции с обонятельно-вкусовой. А вместе с тем обеспечивается обмен ролями между рецепторами, ведущими и корректирующими.

3) В соответствии с этими биологическими изменениями у *Sauropsida* происходят и морфологические изменения. В среднем мозгу — двухолмие развивается в четверохолмие: два передние холма его обслуживают теперь зрительную, задние — слуховую рецепцию. Кроме того, эти рецепторы, ставшие высшими, увязались теперь с *thalami optici* межуточного мозга (*Diencephalon*). *Thalami optici* — зрительные бугры или «зрительные чертоги», как их называли прежде, собирают к себе восходящие сенсорные пути от всех, успевших развернуться до этого рецепторных систем. Вместе с тем важно подчеркнуть, что таламус появляется только тогда, когда появляются и зачатки коры. И возникает он еще у двоякодышащих, т. е. с первыми попытками перехода к воздушной среде. Жизнь в воздушной среде резко изменяет взаимоотношения между рецепторами; зрение и слух переходят в разряд ведущей рецепции; рецепторы меняются ролями; таламус становится постепенно коллектором для разнообразных афферентных путей. *Ganglion habenulae* становится только частью *thalami*. Развитые зрительные бугры, мощные ганглии, являются как бы преддверием перед входом в кору для всех сенсорных сигнализаций с тела. Таламус — это главный коллектор всех рецептивных приборов тела. Встарину ученые допускали существование некоторого *sensorium commune*, т. е. особого органа в теле, который служил бы «общим чувствилищем» для последнего. Если в самом деле есть такое общее чувствилище, то это именно *thalamus opticus*.

Таким образом, наша схема подчеркивает, что с появлением архипаллиума появляется и таламус, с которым первичная кора взаимно увязывается прямыми и обратными связями. Двухолмие, превратившись в четверохолмие, тесно увязывается с таламусом, а через его посредство — и с архипаллиумом; экстрапирамидальная система усложняется тем, что стриатум становится подчиненным и таламусу и архипаллиуму.

Относительная масса головного мозга у птиц — от 0,5% (крупные виды) до громадной цифры 8% (мелкие виды).

Н е о п а л л и у м. У млекопитающих, вместе с переносом приборов зрительно-слуховой рецепции в область коры, возникает н е о п а л-

лиум, характерная черта которого — многослойность. Вместе с тем в коре закладываются эфферентные пирамидальные клетки, посылающие свои длинные аксоны как к различным ганглиям головных сегментов, так и к мотонейронам спинальных сегментов. Это — пирамидальная двигательная система, которая наслаивается над древней экстрапирамидальной системой, перекрывая короткие сообщения последней длинными спрямленными путями ускоренного действия. Судя по ходу путей от неопаллиума к экстрапирамидальным ядрам и к спинальным сегментам, можно представить себе, что кора завладевает полями экстрапирамидальной иннервации трояко. Она подчиняет себе древние двигательные системы, во-первых, создавая своими импульсами переменные установки в ганглиях верхних сегментов, в *striatum*, в органах *hypothalami*, в красном ядре; во-вторых, она развивает свои влияния на красные ядра и прочий мозговой ствол через посредство мозжечка и, в третьих, — прямыми воздействиями пирамидальных путей на мотонейроны передних рогов спинного мозга.

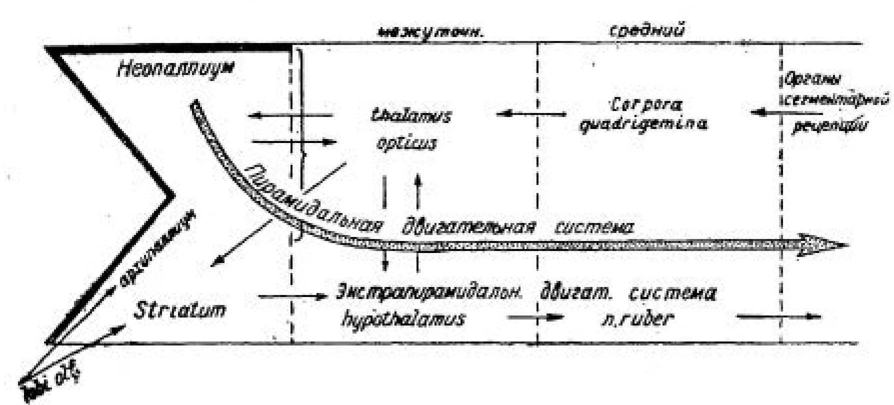


Рис. 29. Сравнительная схема распределения органов в головных сегментах млекопитающих.

В соответствие предыдущим схемам с паллиумом и архипаллиумом дадим подобную же очень сокращенную схему с неопаллиумом (рис. 29).

Еще у яйцеродных (*Monotremata*) и у сумчатых (*Marsupialia*) в неопаллиуме имеется стационарное преобладание обонятельной коры. При этом совершенно отсутствует *corpus callosum*, а клеточный состав коры развивается в особенности в области *gyrus hyppocampi*. Это тот тип архитектуры коры, который носит название аллокортекса. Продолжаясь у прочих млекопитающих, он характеризуется очень большой изменчивостью и неустойчивостью морфологических отношений, в которых, быть может, отразилась вариативность положения обонятельной рецепции среди других приборов рецепции по мере восхождения животных по зоологической лестнице.

Аллокортекс противопоставляется прочей коре, которая при всех перестройках сохраняет достаточное однообразие своего архитектурного типа и носит поэтому имя изокортекса. Последний, как правило, развивается у млекопитающих из трехслойного початка («allos» по-гречески значит «другой», «особый», «isos» — значит «равный», «одинакий»).

Что касается относительной массы головного мозга млекопитающих, она зависит в особенности от развития клеточных слоев коры. Если у хищ-

ников относительная масса достигает 0,2—0,9%, то у человека она превышает 2%. У взрослых мужчин она достигает 2,17%, у взрослых женщин 2,22%. Принимая во внимание, что относительная масса мозга у колибри достигает 8%, мы понимаем, что проценты эти не могут быть показателями относительной интеллектуальной одаренности. Проценты эти зависят в чрезвычайной степени от относительного развития соматической, в особенности мышечной системы.

Интеллектуальная одаренность связана по всем данным с развитием клеточных слоев в массе изокортекса и с дифференцировкою извилин на поверхности коры полушарий.

Отложив обзор поверхности коры, попробуем представить себе, как архипаллиум развивался в кору больших полушарий. Для этого рассмотрим расположение клеток коры по слоям вглубь, т. е. кортикальную «стратиграфию» — описание коры по клеточным пластам.

Архипаллиум представлял собою, как мы видели, всего один пласт нервных клеток. Изучая срезы коры млекопитающих, мы находим здесь совсем особый тип расположения нервных клеток: серое вещество коры расположено от поверхности коры вглубь обычно тремя слоями, чередуясь со слоями белого вещества. Порядок расположения в изокортексе этих слоев отличается значительным постоянством.

Исследуя медиальные поверхности коры, мы найдем небольшой особый участок, расположенный узким ободком сверху и сзади «мозолистого тела» — *corpus callosum*. Относительные размеры этого особого участка серого вещества коры непостоянны даже в пределах одного отряда млекопитающих. Эта изменчивая полоска и есть остаток обонятельной коры архипаллиума, который отмечают здесь, как «аллокортекс» ввиду его морфологических отличий по сравнению с изокортексом. Для первых наземных животных этот остаток обонятельного архипаллиума и был единственным типом коры.

Откуда взялась многослойность, как возник изокортекс из архипаллиума?

По мере развития высших рецепторов — зрения и слуха, по мере усложнения поведения животного в воздушной среде возникали новые отделы коры над аллокортексом (архипаллиумом). Способность нервных клеток коры давать ветвления, параллельные поверхности коры, а также способность восходящих и нисходящих путей давать боковые коллатерали, в свою очередь ветвящиеся, создает такие прослойки белого вещества из дендритов и коллатералей, плотно прилегающих друг к другу, что в компактном сером слое образуются новые слои белого вещества. Таким путем однослойная серая кора становится многослойной. У млекопитающих получаются три тонких слоя нервных клеток, разделенные белым веществом.

С того момента, когда взамен одного пласта нервных клеток появляется несколько ганглиозных слоев, «древняя кора» — архипаллиум (или аллокортекс) превращается в «новую кору» — неопаллиум, или изокортекс. В неопаллиум, как части, входят: и более новый изокортекс и более старый аллокортекс. Этот аллокортекс, как часть неокортекса, отличается, как уже было замечено, большим непостоянством и разнообразием строения. Эта морфологическая неустойчивость связана, вероятно, с неустойчивостью функциональной: перерабатываемые в аллокортексе рецепции, прежде ведущие, отступают на задний план в различной степени у разных животных в связи с различными степенями преобладания зрения и слуха. Мы имеем ряд разнообразных переходов функционального значения обонятельной и вкусовой рецепции для животного и вместе с тем и разнообразные аллокортексы.

У человека мы видим новый шаг в эволюции коры мозга: здесь неокортекс достиг высокого развития. Увеличение количества клеток и увеличение связей между клетками привело к образованию новых трех слоев, т. е. образовался шестислойный тип коры. Считают, что дополнительные три слоя возникли в качестве перекрытия над тремя слоями изокортексов других млекопитающих. Есть много данных, как бы подтверждающих такое мнение. Например, клинический материал по дегенеративным психозам показывает, что при этих заболеваниях страдают именно верхние слои, т. е. по строению коры такой больной как бы приблизился к животным с трехслойной корой. Таким образом, верхние три слоя коры человека рисуются как бы тем аппаратом, который обеспечивает высокое положение человека, его умственную деятельность. Подобные выводы явились в результате работ главным образом британских патогистологов коры мозга, психиатров школы Болтона (см. например, книгу Берри «Brain and Mind». New-York, 1928). В ней обобщен громадный статистический материал, собранный из изучения душевнобольных и из посмертных вскрытий их головного мозга. Они отмечают относительно малую устойчивость именно верхних трех слоев, тогда как нижние три слоя сравнительно прочно сохраняют свой тип. Поскольку у больных более или менее долго и прочно сохраняются инстинкты, три нижних кортикальных слоя объявляются носителями инстинктивных координаций, тогда как с обратным развитием верхних трех слоев человек лишается именно высшей коррекции со стороны «человеческих слоев» коры.

В соответствии с этими данными авторы различают в коре человека: «супрагранулярный кортекс» (верхние три слоя коры), определяя его как «мозг контрольного торможения», а «инфрагранулярный кортекс» (соответственный изокортексу млекопитающих) характеризуется как «мозг анимальных инстинктов».

Мы не раз убеждались, что резкое абстрактное разграничение, когда его переносят упрощенно на конкретные области фактов, приводит к ошибочным выводам. В только что изложенных противопоставлениях функций супра- и инфрагранулярного кортекса сказывается, с одной стороны, предвзятое и схематично проведенное разграничение интеллектуальных и инстинктивно-эмоциональных функций у человека; с другой стороны, чрезмерно упрощенное и без достаточного анализа абстрактное разграничение между понятиями старинной школьной психологии привлечено для интерпретации конкретного разграничения между клеточными слоями с их белыми прослойками. Надо думать, что при образовании новых клеточных слоев путем врастания новых и новых коллатералей и ассоциативных путей по поводу образования новых внутрикорковых связей прежние клеточные слои коры перепахиваются очень глубоко, и, вместе с тем, их клеточные элементы в новообразующихся слоях взаимно увязываются весьма интимно, так что о простом наслаивании новых слоев над старыми можно было бы говорить лишь ради чрезвычайного упрощения. Вместе с тем эмоционально-инстинктивные реакции в жизни человека отнюдь не отграничены так упрощенно от интеллектуальных процессов, как полагала старинная психология. Именно в процессе открывания законов и зависимостей ум математика, натуралиста, как и ум художника, движется навстречу новым фактам с таким же настойчивым влечением, с каким птица отдается исполненному опасностей перелету через моря в далекие края.

Из положений школы Болтона с некоторой осторожностью нужно отобрать те факты, которыми подчеркивается, что высшие отделы коры, свойственные человеку, осуществляют по преимуществу корректирующие

влияния над инстинктивными влечениями; и осуществляют их отнюдь не простым снятием или уничтожением этих рефлекторных влечений, но построением на них новых, дополнительных рефлексов, новых осведомлений в среде, новых влечений, нового поведения.

ЛЕКЦИЯ XXI

КОРА БОЛЬШОГО МОЗГА

В прежнее время физиологи изучали кору преимущественно с ее поверхности. В начале XX века начался новый курс — изучение коры в глубину; авторы обратились к стратиграфии коры, подобно геологам, по изучению слоев земли вскрывающим историю ее развития. В этом послойном изучении коры мозга открывались новые возможности для понимания функций мозга.

Мы успели познакомиться с тем, что с выходом в воздушную среду появился архипаллиум, первичная однослойная кора, связанная с высшими рецепторами. Далее, начиная с млекопитающих, открылась новая ступень в формировании коры: появился многослойный неопаллиум; он возникает по мере того, как в коре утолщается ганглиозная масса и умножается количество проводящих путей, которые не только пронизывают кору, но и многократно ответвляют коллатерали параллельно поверхности коры. Такие тангенциальные ветвления путей могут принадлежать аксонам, нисходящим из коры, как и восходящим к коре, и нервным клеткам самой коры. С утолщением белого вещества в таких тангенциальных прослойках серое вещество коры оказывается разделенным на отдельные пласты. Гистологи коры говорят о типичном трехслойном расположении кортикальных клеток у млекопитающих животных и о шестислойном — у человека. Мы относимся с большим уважением к Болтону, Кэмпбеллу и Берри, которые являются пионерами в стратиграфическом изучении коры, но к их обобщениям мы относимся критически.

Мы видели, что было бы слишком примитивно и предвзято размещать по отдельным слоям, или по группам слоев, отдельные, абстрактно противополагаемые между собою стороны высшей нервной деятельности, как это делает, например, Берри, относя аффективно-эмоциональную деятельность с инстинктами в нижние три слоя человеческой коры, а умственную деятельность — в верхние три слоя. Прежде всего, с пронизыванием серого вещества коры все новыми и новыми путями, их коллатералями и ассоциативными волокнами, прежние кортикальные слои не остаются функционально неизменными предметами, к которым оставалось бы только прикладывать сверху дополнительные слои, характеризующиеся также постоянными функциональными качествами! Серое вещество интимно перестраивается по своему физиологическому значению по мере пронизывания его новыми ассоциативными и проэктивными путями, т. е. по мере умножения связей между отдельными участками серого вещества и в глубину и параллельно поверхности. Можно сказать, что одновременно с новообразованием клеточных слоев, вследствие внедрения дополнительных нервных путей, тем самым возрастает и интимная увязка между слоями. Дифференцировка идет ради интеграции.

Шестислойная кора представляется в своем типе следующим образом, считая с поверхности коры вглубь (рис. 30).

I. Молекулярный слой (*lamina zonalis*). Горизонтально ориентированные клетки Кахаля с отростками, ветвящимися в тангенциальном направлении. Клеток немного, зато очень много тонких проводников, поднимающихся на периферию коры.

II. Внешний зернистый слой (*lamina granularis externa*). Очень уплотненный слой мелких клеток разнообразной формы.

III. Пирамидальный слой (*lamina pyramidalis*). Клетки пирамидальной формы вершинами вверх, аксонами вниз (клетки типа Гольджи I рода). Отсюда эфферентные пути коры в *corona radiata*, т. е. в подкорковое белое вещество и далее в мозговой ствол. Кроме того, мелкие клетки Мартинотти аксонами вверх.

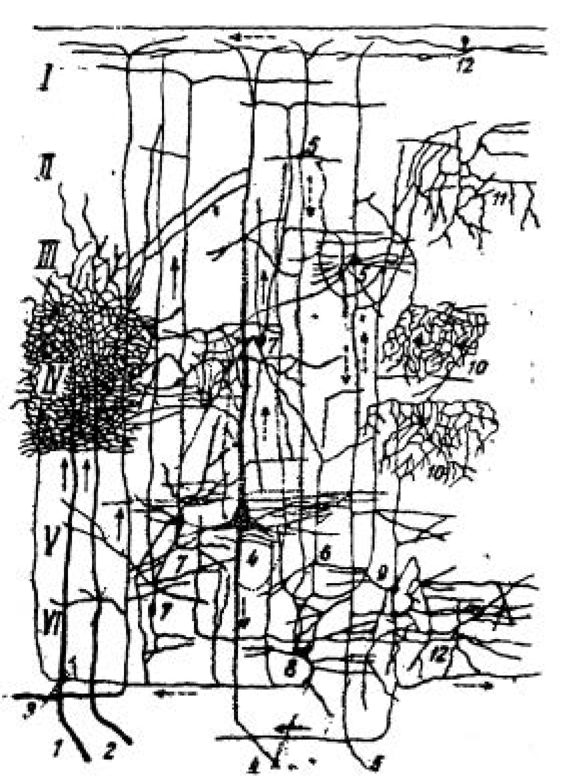


Рис. 30. Основные типы клеточных элементов и путей в слоях коры большого мозга (комбинировано из Л. Де-Но). *1* и *2*. Афферентные пути, поднимающиеся к коре из *thalamus opticus*. *3*. Афферентные интракортикальные (ассоциативные) пути. *4*. Большие пирамидальные клетки пятого слоя с эфферентными аксонами коры. *5*. Пирамиды верхних слоев с эфферентными аксонами коры. *6*. Пирамиды с короткими аксонами. *7*. Интракортикальная клетка с выходящими аксонами. *8* и *9*. Ассоциативные клетки нижних слоев. *10*. Клетки гранулярного слоя с короткими аксонами, обслуживающие связи на местах. *11*. Клетки с короткими аксонами, обслуживающие связи на местах. *12*. Клетки с горизонтальными аксонами.

IV. Внутренний зернистый слой (*lamina granularis interna*). Очень плотно расположенные мелкие клетки, подобные клеткам II слоя. Много клеток типа Гольджи II рода — с короткими, очень сильно ветвящимися аксонами. Все, что выше этого слоя, соответствует «супрагранулярному кортексу». Все, что ниже этого слоя, соответствует «инфрагранулярному кортексу».

V. Ганглиозный слой (*lamina ganglionalis*). Его называют также «внутренним пирамидным слоем». Очень крупные клетки пирамидальной формы вершинами вверх, аксонами вниз (Гольджи I рода). Отсюда эфферентные пути коры в *corona radiata*, т. е. в подкорковое белое вещество и в мозговой ствол. Кроме того, клетки Мартинотти аксонами вверх.

VI. Слой полиморфных клеток (*lamina multiformis*). Очень разнообразные по форме клетки, часто веретеновидные, частью мелкие Гольджи I рода аксонами вниз, частью мелкие же Гольджи II рода аксонами вверх. Как правило, менее многочисленные клетки — аксонами вниз.

Пирамидальные клетки, говоря вообще, тем крупнее, чем глубже они расположены в коре.

На самой поверхности коры расположен проводниковый слой ассоциативных тангенциальных волокон. Из промежуточных проводниковых слоев между слоями клеток надо отметить в особенности мощный белый слой

между II и III клеточными слоями. Это — тангенциальный проводниковый слой Бехтерева. Между III и IV слоями довольно толстый проводниковый слой Дженнари. Проводниковый слой Дженнари разделяет супрагранулярный кортекс от инфрагранулярного.

Типы связей в коре. Следует различать:

1) Коллатеральные пути коры. Отростки нервных клеток, направляющиеся более или менее нормально по отношению к поверхности коры, отдают от себя боковые ветвления, направленные параллельно поверхности коры. Эти боковые коллатерали укладываются в слои белого вещества, параллельные поверхности коры и отщепляющие новые пласты нервных клеток коры.

В пятом слое серого вещества (считая сверху вниз) коры мозга у человека в области прецентральной извилины расположены характерные очень крупные пирамидальные клетки — «гигантские пирамиды Беца»; ими начинаются уже знакомые нам моторные пирамидальные пути к спинному мозгу. Это — мощные аксоны, идущие вниз к мотонейронам передних рогов, по одному от каждой пирамидальной клетки. Кроме того, каждая пирамида дает много дендритов в стороны и вверх. Подымаясь в верхние слои коры, эти дендриты образуют многочисленные ответвления, которые вместе с ветвями аксонов участвуют в образовании белых прослоек в коре и осуществляют связь пирамидальных клеток со многими другими нервными клетками коры мозга.

2) Тангенциальные пути. Их приурочивают в особенности к самой поверхности коры, как пути, по ней стелящиеся. Они могут быть очень длинными и могут уходить вглубь коры. Они увязывают между собою нервные клетки в пределах одного полушария.

3) Ассоциативные пути. Это — еще более длинные пути; они часто связывают клетки, принадлежащие разным полушариям. Переходя из одного полушария в другое, они образуют мощные комиссуры, которые соединяют два полушария — *corpus callosum* (мозолистое тело).

Развитие всех этих проводящих путей в коре и дает массу белого вещества головного мозга, которая расслаивает серое вещество коры. Если эмбриональный мозг человека типично шестислоен, то у взрослого человека, благодаря новым дополнительным развитиям белого вещества в некоторых участках коры, можно найти до 9 — 10 клеточных слоев. В других участках можно наблюдать, напротив, слияние слоев с уменьшением их числа.

4) Кроме названных путей, в пределах коры необходимо помнить о проэкционных путях, связывающих кору с нижележащими отделами мозга в нисходящем и восходящем направлениях.

Функциональное значение отдельных участков поверхности коры. Понятие о центрах в коре. Те краткие сведения, которые должны войти в наш курс по вопросу об увязках отдельных территорий коры по отношению к нижележащим отделам мозга, наглядно представлены на таблице Монакова и ряде таблиц Виллигера.

Таблицы дают видеть, что довольно обширное поле лобных долей коры отдает пути к Варолиеву мосту и к красному ядру среднего мозга. Надо догадываться, что эта область коры своими связями с мозжечком через ядра Варолиева моста, а также связями с красным ядром, должна иметь близкое отношение к регуляции позного тонуса в мускулатуре. К Варолиеву же мосту посылаются пути из височного отдела коры и из париетального ее отдела. Отсюда также возможны влияния на мозжечок и на управление тонической иннервацией, обеспечивающей необходимый фон для образования очередных рабочих механизмов в скелетно-мышеч-

ных системах. Для иннервации таких переменных механизмов в скелетно-мышечных системах должны иметь важное значение пути от «гигантских пирамид» и от прочих пирамидальных клеток прецентральной извилины коры к спинному мозгу. Пути эти, направляясь к спинному мозгу, частью перекрещиваются на уровне продолговатого мозга, частью идут без перекреста. Принимая на себя афферентные сигнализации через посредство *thalami optici* межуточного мозга и четверохолмия, кора, как мы видели, увязывается с *thalamus opticus* взаимными связями, обеспечивая себе возможность регуляции этого посредника передачи сензорных импульсов. Обширное поле коры вперед от центральной извилины к лобным долям отправляет пути к *thalamus opticus*, а затылочная область коры отдает подобные же прямые и обратные пути — к четверохолмию среднего мозга.

Очевидно, что при такой разнообразной увязке различных областей коры с различными аппаратами мозгового ствола функциональное значение отдельных участков коры не может быть безразличным. На функциональную дифференцировку коры указывает и тонкая гистологическая дифференцировка отдельных территорий коры по взаимоотношениям между клеточными слоями. Недавняя история нашей науки показала, что, чем детальнее ведется гистологическое исследование коры и чем выше по положению на зоологической лестнице изучаемые животные, тем более разнообразных архитектурных территорий открывается в коре полушарий. Если Кэмпбелл в 1905 г. насчитывал в коре высших млекопитающих до двадцати различных гистологических территорий, то Бродманн в 1909 г. насчитывал их уже пятьдесят две, Экономо и Коскинас в 1925 г. нашли у человека сто семь территорий, а Фогт в 1927 г. поднял их число до ста шестидесяти. У человека детальная гистологическая дифференцировка наблюдается в особенности в лобных, теменных и височных долях коры, а также в Рейлевом островке.

Если кора функционально не равноценна в разных своих участках, то спрашивается, как это неравноценность выражается физиологически и в каком смысле можно было бы говорить о «локализации функций» в коре полушарий?

В учении о функциональной роли отдельных территорий коры больших полушарий с начала XIX столетия существовали две крайних точки зрения. Каждая из этих крайних точек зрения приводила в свою пользу определенные факты. И каждая из них впадала в превышение полномочий, вытекающих из этих фактов, делая из них общие заключения. С одной стороны, знаменитый французский физиолог Флуранс ссылался на то, что кортикальное управление рефлекторными центрами мозгового ствола парализуется более или менее одинаково глубоко, в каком бы участке мы ни поранили кору; с другой стороны, для послеоперационного восстановления признаков кортикального влияния на рефлекторную деятельность бывает достаточно сохранение уже небольших участков коры из того или иного ее отдела. Отсюда Флуранс умозаключает, что кора действует всегда, как единое целое; в своих функциях она участвует вся целиком; о раздельности ее функций по участкам не может быть речи. «Способность воспринять, обсудить, пожелать ту или иную вещь осуществляется там же, где и способность воспринять, обсудить, пожелать какую-нибудь другую вещь. Так что эта способность, по существу единая, имеет своим субстратом также и единый орган». Правильно подмечен факт, что кортикальная функция требовательна и очень легко подвергается шоку во всем своем составе по поводу неосторожных вмешательств, где бы в коре они ни были допущены. Правильно и то, что многие особенности кортикальной функции, например, способность новообразования рефлекторных навыков, способность выработки условных рефлексов, требуют

для своего восстановления отнюдь не обязательно сохранности всей коры, а хотя бы небольших остатков ее. Но совершенно неправомерно общее заключение отсюда, будто в коре отсутствует какая бы то ни была органологическая дифференцировка, в особенности, когда знаменитый автор пытается закрепить свой вывод принципиально из явно предвзятого философского тезиса, кажущегося аксиоматическим тем более, чем менее в нем реального содержания.

Другая крайняя точка зрения связана с именем знаменитого венского врача, анатома и френолога Франца Иосифа Галля. Психологические особенности людей так же разнообразны, как и морфологические особенности человеческих индивидуальностей, и они должны зависеть от последних, в особенности от морфологических вариаций черепа, а стало быть — от морфологических вариаций головного мозга, влияющего на форму черепа. Это не случайность, что люди с сильно развитыми лбами и выпуклыми глазами обладают сильной памятью, а стало быть, — и большой умственной работоспособностью. Когда мы сумеем проследить, какие способности и личные особенности оказываются подчеркнутыми в человеке при наличии в его черепе (и, значит, в мозгу) гипертрофированных участков, мы будем иметь ключ к предсказанию, чего следует ожидать от человека при наличии определенного френологического паспорта и, стало быть, куда следует такого человека направить. Очень интересные первоначальные наблюдения и мысли Галля в пользу органологической дифференцировки мозга превратились в карикатуру, когда появилась перспектива профессионального отбора деятелей по френологическим признакам. Дарвин подсмеивался, указывая, что сам он является обладателем черепа с такой шишкой, которой хватило бы на четырех клерджмэнов, а Гиртль отзывался о френологии так, что «глупец нашел наконец учение, подходящее для глупцов».

И однако в основе скандализованного учения было здоровое зерно, которое надлежало разрабатывать на фактическом материале. Ученики Галля, Бульо и Даксы собрали обширный патолого-анатомический материал, свидетельствующий о том, что аномалии речи связаны у людей с аномалиями лобных долей и, в особенности, лобных долей левого полушария. Весь вопрос претерпел затем радикальный поворот после того, как авторитетный парижский антрополог, этнограф и хирург, Брока̀, начав с разрушительной критики материалов Бульо и Даксов, принужден был признать, что в третьей лобной извилине, в так наз. оперкулярном участке левого полушария, есть место, аномалии которого влекут двигательные расстройства речи, так наз. «моторную афазию». С тех пор указанная область коры получила название «центра Брока̀». Брока̀ в 1861 г. высказался перед Парижским антропологическим обществом следующим образом: «Теперь мы знаем, что не все части мозга в тесном смысле несут одни и те же функции и что совокупность извилин представляет собою не единственный орган, но множество органов или группы органов, и далее, что в мозгу существуют обособленные крупные участки, отвечающие обширным областям духовной деятельности». В 1870 г. немецкие врачи, Гитциг и Фрич, обнаружили факт, что электрическое раздражение предцентральной извилины в коре человека вызывает очень локализированные движения в конечностях противоположной стороны. В 1874 г. Верникe обнаружил, что аномалии левых височных извилин человека влекут за собою симптомы «сензорной афазии», т. е. более или менее глубокого расстройства речи, при котором человек оказывается сохранившим способность двигательной членораздельности речи, но не способен понимать звуки речи, как слова, и вследствие этого не способен и реагировать на речь, как на таковую.

Рядом с центром Брока, как «двигательным центром речи», стали говорить о центре Верннке, как «сензорном центре речи». В настоящее время мы могли бы задним числом предсказывать, что оперкулярная извилина должна иметь ближайшее отношение к осуществлению артикулированной речи, так как выяснилось, что нервные пути из нее идут к ядрам «покрышки» в мозговом стволе (*tegmentum*), т. е. к ядрам *facialis* (движения лицевой мускулатуры), к сензорно-моторным ядрам *trigemini* (движения нижней челюсти), к ядрам *nervi vestibuli* (установка головы по лабиринтам). Мы могли бы также предсказывать задним числом и то, что сензорное восприятие речи должно предполагать для себя нормальное состояние в области височных извилин, так как восприятие речи требует безукоризненной сохранности слуха, височные же извилины коры связаны с областью слуха.

Поднимается принципиальный вопрос: в каком смысле можно и следует говорить о кортикальных центрах для отдельных физиологических отправлений? Важно установить, в каком смысле мы имеем право употреблять понятие «центры» в коре. Разберем это на примере центра речи.

Подражая точной науке, мы должны сказать, что, разыскивая центр определенной функции, мы ищем такие ганглиозные группировки, которые являются необходимым и достаточным условием для обеспечения этой физиологической функции. Такой подход мы заимствуем у точных наук, и он должен иметь место во всех случаях, когда вопрос требует полной точности. (После того, как приходится долго заниматься сложными и неопределенными вопросами, каких много в биологии, весьма полезно время от времени возвращаться к математике — с гигиенической целью.)

Итак, мы в глубине центральной нервной системы в одной группе клеток ищем условия, необходимые и достаточные, чтобы функция речи осуществлялась.

Вспомним, как Маринеску с сотрудниками, исключая термокаутером, без кровоизлияний, мозговое вещество по частям, уединяя субстрат, находил «дыхательный центр»; логически его метод был вполне правилен: искали и находили необходимые и достаточные центральные условия для сохранения дыхания по возможности во всей его полноте.

Для человека, которого Аристотель характеризовал, как «зоон политикон» («общественное животное»), исключительно типичной функцией является речь. Поэтому для решения вопроса о том, в каком смысле можно говорить о центрах в мозгу человека, мы будем рассматривать сегодня именно центр речи.

Перед нами вопрос большой трудности. Для решения его надо было собирать огромный клинический материал и составлять статистические сводки разнообразных случаев поражения речи и тех изменений в мозгу, которые им сопутствуют. При этом нужно точно указывать, в чем состояло поражение речи. Сказать, что после данного повреждения речь восстановилась, можно лишь в том случае, если прежнее состояние речи субъекта возобновилось полностью в точном смысле этого слова. Ничтожное отклонение от прежнего состояния заставляет говорить, что центр речи поврежден. Ярким примером может быть известный в психиатрии критерий Крепелина. Человеку, по виду еще вполне здоровому, предлагают быстро произнести слова: «третья гренадерская артиллерийская бригада». Смело начав тираду, человек оказывается не в состоянии выговорить эту аллитерацию. Это может служить чрезвычайно деликатным предупреждением для врача, что двигательные средства речи в нервной системе уже не в силах справиться с группой звуков, где есть большое

скопление звуков «р», и дело идет о начинающемся поражении центра речи. Так начинается прогрессивный паралич. Больной еще долго, может быть, многие месяцы, будет продуктивно работать, пока не сляжет окончательно; но речь его с появления первых, еле заметных затруднений уже нельзя считать нормальной. Спрашивается, с поражением каких ганглиозных образований может быть связано начинающееся расстройство речи? Оно может зависеть от состояния моторики. Центральное изменение может начинаться в участке, совпадающем с «центром Брока» в передней латеральной части полушария, в конце *gyrus praecentralis* в *operculum*, причем только в одном из полушарий (центральная асимметрия). Важно заметить, что у левши этот центр находится в правом полушарии, а у правши — в левом. Значит, рабочий процесс передних конечностей както влияет на процесс развития речевого двигательного аппарата. Здесь перед нами выступает воспитывающее значение сложного производственного акта на аппарат речи, видна увязка двигательного аппарата речи с рабочим употреблением конечности.

При ранении того полушария, где имеется речевой двигательный отдел, речь на время пропадает, но вновь может быть выработана путем воспитания двигательного речевого аппарата в другом полушарии. Значит, центр речи не связан категорически и неподвижно с однажды навсегда заданным «центром Брока», но может воспитаться вновь на другом месте по связи с первым местом.

Пойдем дальше в поисках необходимых и достаточных условий для осуществления речи. Мы видели, что при всей сохранности «центра Брока» может наступить непонимание речи, если поражена височная область коры (область слуха) — область сензорной афазии, центр Вернике. С поражением центра Вернике наступает «словесная глухота»: человек слышит звуки, но не может связывать слышимое по смыслу, не узнает слов. Речь фактически оказывается исключенной, хотя моторика сохранена.

Далее, выше этой области, ближе к постцентральной извилине, лежит участок, с поражением которого наступает «тактильная агнозия», утрата осязательного различения рукой. Те уровни центральной извилины, откуда может иннервироваться рука по проприоцептивным сигналам с ее мускулатуры и по кортикофугальным сигналам через пирамидальные пути, могут также при своем поражении вызывать расстройства речи. Мы видели, как употребление руки для производственной практики предопределяет место воспитания в коре моторного аппарата речи; с другой стороны, практика письма с привлечением тонких тактильных рецепций и моторных навыков также должна иметь ориентирующее значение при организации речи грамотного.

И зрение играет роль в функции речи. В затылочных частях коры, т. е. в зрительной области коры, есть участки, связанные с организацией речи. Это — «мнестическое поле зрения» (от греч. слова «мнезис» — память); поражение его влечет выпад памяти к словам, неузнавание слов, невозможность увязать видимые знаки со словами.

Но для речи нужна увязка также с тоническими аппаратами, ибо для осуществления речи необходимо обеспечить устойчивое напряжение голосовых связок, мышц гортани, шеи, опоры головы, плеч, дыхательного аппарата. К этому должна быть привлечена экстрапирамидальная система, ядра покрышки, Варолиев мост, мозжечок. Итак, в поисках необходимых и достаточных условий для иннервации речи мы должны привлечь большое количество участков коры и нижележащих центров!

Таким образом, даже для столь сложных и высоких психических функций, как речь, не приходится говорить об узкой локализации исключительно в коре.

Несколько определеннее и проще говорить о локализации рецептивных функций в коре, как зрения, слуха. Затылочные отделы коры мозга справедливо называют зрительной корой. Через *thalami optici* эта часть коры увязана с передними буграми четверохолмия и далее с фотохимическими рецепторами сетчатки. Можно говорить довольно определенно о проэцировании сетчаток на затылочную область коры через посредство *thalami optici*. Но в этих примерах дело идет не о локализации конкретных физиологических функций, а лишь об общих анатомических связях между приборами периферической рецепции и ганглиозными участками коры. Когда дело пойдет о локализации именно конкретных физиологических функций, то «центры», как совокупность необходимых и достаточных для них центральных приборов, окажутся в большинстве случаев циклами взаимодействия между более или менее широко расставленными ганглиозными группами, залегающими частью в коре полушарий, частью в мозжечке, частью в сегментах мозгового ствола. Если для речи приборы высшей обработки и увязки ее с текущими зрительно-фонетическими сигналами среды заложены в коре полушарий, и именно в слуховых, зрительных и кинэстетических (проприоцептивных и тактильных) участках коры, то столь же необходимые для обеспечения нормальной речи центральные механизмы должны быть осуществлены в мозжечке (установка мускулатуры гортани, головы, шеи, плеч) и в продолговатом мозгу (дыхательная мускулатура). И эти кортикальные, церебеллярные, медуллярные станции, как справедливо отмечали Иелгерсма и Винклер, должны быть взаимно увязаны между собою сигнализацией того и другого направления во все время, пока осуществляется процесс речи. Понятно, как и почему весь механизм речи может оказаться нарушенным всего лишь от местного заболевания мозжечка! «Центр» определенного сложного отправления — это целое созвездие созвучно работающих ганглиозных участков, взаимно совозбуждающих друг друга. Известное соответствие во времени между «ходом мысли» и скоростью укладывания мысли в речь является условием упорядоченной и плавной речи. Требуется дисциплина речевого процесса в смысле сдерживания обильно идущего потока образов и мыслей применительно к темпу словосочинения. Некоторое замедление в ходе мыслей и, в то же время, ускорение речевой раздельности в смысле звукоразличения (центр Вернике — Хешля) и артикуляционного воспроизведения слов (центр Брока) — вот две стороны, из которых слагается плавное и гармоничное речевое изложение. Дело идет о согласовании и соподчинении (координации) по скоростям и по ритму действия потока кортикальных ассоциаций и потока словесной фонации. Увязка во времени речевой моторики и речевой акустики с «потоком ассоциаций» побуждает искать связей названных центров с париэтальными, височными и лобными «ассоциативными центрами» коры, а также с височно-мосто-мозжечковым и с лобно-мосто-мозжечковым трактами.

Увязка во времени, в скоростях, в ритмах действия, а значит, в сроках выполнения отдельных моментов реакции, впервые образует из пространственно-раздельных ганглиозных групп функционально-определенный «центр». Тут вспоминается известное напоминание Германна Минковского, что пространство в отдельности, как и время в отдельности, являются лишь

«тенью реальности», тогда как реальные события протекают безраздельно в пространстве и времени, в хронотопе. И в окружающей нас среде и внутри нашего организма конкретные факты и зависимости даны нам как порядки и связи в пространстве и времени между событиями. Нет ничего загадочного в том, что для некоторых конкретных функций никак не удается определенно указать локализированный в мозгу центр и что ганглиозные клетки, принимающие участие в работе одного «центра», могут затем входить в состав также и другого «центра». В этом-то и заключается физиологическая задача, что требуется выяснить, каким образом один и тот же мышечно-нервный аппарат дыхания может служить и газовому обмену, и защитным рефлексам, вроде чихания и кашля, и организованному осуществлению речевого ритма.

Двигательная, или, правильнее, кинэстетическая (Бастиан) область коры расположена у хищных в области сигмоидной извилины, вокруг *sulcus cruciatus*, а у приматов и человека — в области Роландовой (или центральной) борозды, в особенности в *gyrus praecentralis*. В истинном смысле слова «моторных» нейронов здесь нет, ибо нет непосредственных сообщений отсюда аксонами в мышцы. Можно говорить лишь об эфферентных по отношению к коре (кортикофугальных) путях к мотонейронам передних рогов мозгового ствола. Рядом с эфферентными путями многочисленны и афферентные пути к тем же участкам коры. Поэтому местные повреждения влекут за собою одновременно и двигательные и рецептивные расстройства в соответствующих участках мускулатуры. Соответствующими месту коркового поражения пальцами руки человек перестает различать прикосновение ваты от прикосновения карандаша или сливочного масла. Это потому, что, по справедливому замечанию Лонга, «для того, чтобы удовлетворительно осязать, надо сохранить известную степень подвижности в пальцах». Вот эту неразрывность двигательной и рецептивной функции Бастиан выразил предложенным им понятием «кинэстетической» функции вместо двигательной функции коры.

Расположение представительства в коре отдельных участков скелетной мускулатуры подчинено своеобразному порядку и свидетельствует о различной подробности, с которою кора иннервирует, например, хвост, задние конечности, туловище, плечи, передние конечности, шею, голову и различные части лица. Очень узенькая площадь у самого медиального края поверхности коры представляет мускулатуру хвоста; тотчас рядом с ней следует столь же небольшая область стопы, голени, бедра. Далее, более латерально, располагаются области для мускулатуры живота, груди и плеч; туловище представлено более дифференциально, чем задняя конечность. Более обширная область и еще ближе к латеральному концу центральной извилины представляет мышцы передней конечности и в особенности кисти с пальцами. Наконец, еще более обширная область отвечает мускулатуре шеи, лица, языка, челюсти, гортани. Эта область переходит в рассмотренные выше кортикальные области, связанные с иннервацией речи, слуха, зрения, т. е. в те уже очень тонко дифференцированные территории, которыми обслуживаются различные органы лица и головы с высшими рецепторами на расстоянии. Можно сказать, что организм в целом представлен в коре в виде довольно уродливого головастика с чрезвычайным перевесом в пользу головных сегментов тела. Биологический и функциональный смысл этого перевеса понятен (рис. 31).

Изложение вопроса о двигательной локализации сопровождается демонстрацией: у кошки трепанирован череп; производится электрическое

раздражение соответствующих частей коры в области *gyrus praecentralis*; в зависимости от места раздражения наблюдаем местное движение определенных контралатеральных частей тела кошки. Наиболее дифференциально вызываются движения передней лапы, ее сгибания, приведения, движения кисти, затем сокращения в лицевой мускулатуре, мигание, движение уха. Слабее и менее регулярно получаются реакции на ипсилатеральной стороне.

Вы видели классический опыт Гитцига и Фритча, которые в 1870 г., в условиях полевой хирургии, установили, что раздражение определенной области передней центральной извилины вызывает движение определенной части тела. Эта область является как раз той областью, в которой мы у человека и млекопитающих находим гигантские пирами-

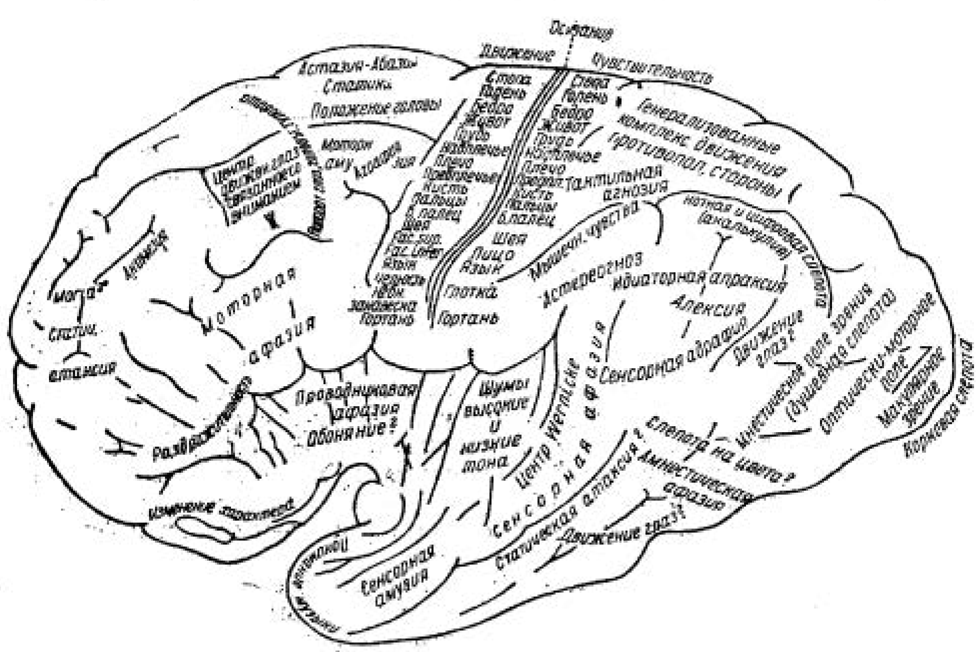


Рис. 31. Карта локализации в коре (по Экономо и Коскинасу).

дальные клетки Беца. Они образуют типичнейшие для высших животных пирамидальные пути, т. е. спрямленную иннервацию непосредственно от головного мозга в спинной, без захода в другие центры, в отличие от экстрапирамидальных путей.

На материалах этой лекции мы вновь и вновь убеждаемся в общности закона конвергенции в центральной системе. Так, в каждой высшей функции участвует огромное количество разнообразных нервных элементов, почти целиком вся кора. Но осуществляют свое влияние на исполнительные приборы спинного мозга эти нервные элементы коры по преимуществу через ограниченное количество пирамидальных отводящих путей. При этом в наиболее выгодных условиях в смысле быстроты кортикального управления находятся те области мускулатуры тела, которые связаны с пирамидальными путями. У мотонейронов спинного мозга происходит еще новая конвергенция путей. На этот раз конкурируют между собою экстрапирамидальная и пирамидальная системы. Прежде чем добраться до конечного общего пути

в исполнительном мотонейроне спинного мозга, центральные импульсы и сигнализации конвергируют неоднократно в разных этажах нервной системы. Пирамидальные пути из коры полушарий являются спрямленными и потому ускоренными сообщениями от коры полушарий к конечным путям. Они ускоренные и потому, что пользуются толстыми нейроаксонами, т. е. высоко лабильными и весьма быстро проводящими путями сообщения. При прочих равных условиях в конкуренции с экстрапирамидальной системой за обладание конечным общим путем они способны настоять на своем.

Онтогенетическое созревание коры. Для исследования коры был важен миэлогенетический метод Флехсига. Нервные пути одеваются миэлином лишь постепенно, по мере созревания; и по степени миэлинизации путей можно судить о времени вступания в работу определенного участка коры. Пути, восходящие к коре от зрительных бугров, одеваются миэлином раньше, чем созревают связи в самой коре. Если заболевание или эксперимент повредит какие-либо восходящие таламические пути в начале их развития, то соответствующая область коры также не разовьется. Мы видим важный закон развития высших нервных центров. Рабочее стимулирование из нижележащих центров является вместе и стимулированием обмена веществ, ассимиляции и вызревания самих кортикальных клеток. Вызревание происходит лишь при условии стимулирования из подчиненных центров; это стимулирование существенно влияет на питание и воспитание высших центров, побуждает их к работе.

Данные о времени созревания различных участков коры наглядно представлены в таблицах Флехсига. Таким образом, рядом со стратиграфической классификацией территорий коры, по Кэмпбеллу и Болтону, Бродманну, Экономо и Фогту, мы имеем еще миэлогенетическую классификацию Флехсига и его школы. В последние месяцы внутриутробной жизни человека в его коре успевают созреть 13 так наз. «примордиальных участков». Они идут в следующем порядке постепенной миэлинизации проекционных путей: двигательная (кинэстетическая) область конечностей, первичная обонятельная область, затылочная зрительная область, первичная слуховая область. В течение первого месяца внеутробной жизни постепенно созревают 14 территорий, заполняющих поля между примордиальными территориями. Здесь сравнительно уже немного проекционных путей и преобладают ассоциативные короткие пути. Дело идет о надстраивании более поздних кортикальных механизмов над предыдущими территориями с использованием и упражнением их в новых направлениях. В третью очередь миэлинизируются 8 территорий с длинными ассоциативными волокнами, увязывающими предыдущие территории коры между собою. Это так наз. ассоциативные центры париэтальной лобной и височной области. Время созревания — от конца 1-го и до 4-го месяца после рождения.

ЛЕКЦИЯ XXII

ЛАБИЛЬНОСТЬ КОРТИКАЛЬНЫХ РЕАКЦИЙ И ЭЛЕКТРИЧЕСКАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ КОРЫ БОЛЬШОГО МОЗГА

С 3—4-го месяца утробной жизни дальнейшее созревание коры мозга пойдет главным образом за счет обогащения системы «ассоциативных путей», коллатералей и дендритов кортикальных клеток.

Целые десятки, сотни клеток гранулярного слоя могут охватываться дендритами одного и того же нейрона; легко представить, что это обеспечивает чрезвычайно дифференциальную и точную увязку, большое разно-

образие переменных нервных механизмов, которые могут осуществляться отсюда. В онтогенетическом развитии лабильность нервных путей растет. Однако темпы возрастания лабильности не остаются постоянными. Аршавский показал, что, например, у котенка, у щенка — пока они слепы — лабильность растет медленно, но с момента открытия глаз наступает резкий скачок лабильности в нервных приборах; включение в работу организма мощного оптического фактора резко повышает лабильность всей нервной системы. Мы убеждаемся в этом, например, где-нибудь в седалищном нерве.

В 1937 г. Ухтомский обратил внимание Физиологической конференции Академии Наук на обширную проблематику, вытекающую из того замечательного факта, что по мере онтогенетического развития и возрастания организма темпы и скорости реакций в ряду Макса Рубнера снижаются, тогда как ритмы и скорости возбуждений в ряду Н. Е. Введенского возрастают. Такое противоречие между ходом изменения скоростей в направлении Рубнера и в направлении Введенского имеет место и в филогенезе. И здесь можно прийти к естественной догадке, что противоречие это имеет тот смысл, что возрастание скоростей в области нервной лабильности, т. е. в области срочной сигнализации и срочного стимулирования, должно возникать именно вследствие замедления в ходе общего метаболизма и рабочих темпов в вегетативной жизни более крупных форм.

Кора мозга является посредником между двумя отдельными и самостоятельными рядами фактов. Ни тот, ни другой ряд она не может изменять мгновенно, поскольку каждый из рядов определяется своими особыми закономерностями, своими порядками связи в пространстве и времени. И тем не менее от более или менее быстрого приспосабливания одного ряда к другому по их скоростям и по конкретному значению их встречи зависит жизнь организма. Это приспосабливающее посредничество между двумя рядами фактов и лежит на нервной системе, на коре полушарий по преимуществу. Дело идет, с одной стороны, о смене событий во внешней среде и соответствующих рецептивных сигнализаций к коре из внешней среды; с другой стороны, — о смене и темпе событий внутри организма, во внутреннем хозяйстве его. На коре по преимуществу лежит острая задача стратегического управления всеми имеющимися в организме средствами и возможностями для срочного выдвижения их по поводу очередных изменений и сигналов среды. Лабильность нервных приборов должна расти вместе с образованием все новых и новых механизмов в кортикальном субстрате.

По мере онтогенетического созревания центров коры типическим образом наблюдается развертывание все большей содержательности и многообразия в составе кортикальных функций и, как обязательный спутник возрастающего многообразия, возрастание скоростей, с которыми функции могут сменять друг друга, т. е. увеличение лабильности действующего субстрата.

Если взять достаточно конкретную и хорошо очерченную функцию коры, как, например, речь, то можно наблюдать постепенное развертывание, осложнение компонентами и возрастающую скорость протекания этих компонентов развивающегося процесса. Представляет большой интерес работа Бехтерева и Щелованова (1925), посвященная детальному изучению ребенка с момента его рождения. В течение первых двух дней ребенок, судя по его реакциям на различные раздражители, должен быть сочтен, как еще глухой и незрячий. У него есть чисто мест-

ные рефлексы в глазах на внезапное освещение, но без каких бы то ни было признаков конвергенции глаз на источнике освещения и без каких бы то ни было признаков слежения глазами за источником освещения. Доминирует в поведении обонятельная рецепция, контролируемая вкусом и осязанием. На 20—22-й день впервые замечаются слежка взором за движущимся источником света и способность оборвать сосание по поводу неожиданного зрительного впечатления. С начала второго месяца имеется уже способность продолжительной остановки взора на светящемся предмете, «рассматривание предмета», могущее продолжаться минут 10 непрерывно. С половины третьего месяца — поворот головы и глаз в сторону источника звука, загороженного экраном. Это — начало той установки, которую Павлов описывал так: «Что такое?» К этому времени развития у ребенка начинается выделение «образа» предмета за отсутствием самого предмета, и с самого начала формирующийся образ предмета есть некоторый проект реальности, и именно эвристический проект реальности, подвергающийся затем многократной проверке и перестраиванию на основании практического сличения с реальностью. Что касается развития собственно речи, различные авторы сходятся в том, что ребенку сначала удается рефлекторно-подражательное воспроизведение определённых звуков (приблизительно с 10-го месяца жизни). Затем возникает сравнивающее различение звуков, издаваемых самим ребенком, со звуками речи других людей применительно к предметному значению этих звуков (приблизительно к концу 1-го года). Наконец, постепенно приходит произнесение слов, как знаков и имен, символизирующих вещи.

Основная роль коры мозга. Роль коры в целом совсем кратко можно характеризовать, как роль посредника между двумя рядами фактов: с одной стороны, последовательным рядом фактов внешней среды, с другой стороны, рядом событий во внутреннем хозяйстве организма. Оба ряда протекают по своим достаточно упрямым закономерностям, и у коры нет средств мгновенно перестроить их. Но ей предстоит находить вновь и вновь такое соподчинение и увязку между этими рядами событий, которые обеспечивали бы существование данного зоологического вида и индивидуума в нормальной для него среде. Дело идет об обоюдном процессе подчинения темпов и сроков жизнедеятельности темпам и срокам сигналов из внешней среды, равно как подчинения сроков в постепенно осваиваемой среде потребностям организма. Организм представляет собою систему тканей и органов различной лабильности и различных рабочих ритмов, способных в достаточно широких пределах изменяться под действием импульсов возбуждения. На кору ложатся общее гармонирование ритмов в организме, укладывание событий во времени, срочность правильной оценки текущей стратегической обстановки в среде, чтобы во-время найти подходящий ответ на внешние события.

Аппарат, все время занимающийся управлением ритмами в тканях и органах, должен сам быть ритмическим деятелем по преимуществу. Обладая нервными элементами разнообразных ритмов, он должен быть способен согласовывать эти ритмы, синхронизируя ритмы в одних элементах, увеличивая гетерохронизм в других.

Биоэлектрические явления в коре. Как же изучать эту ритмичность возбуждений в коре, имеющую непосредственное отношение к основным законам нервной работы? До последнего времени хирургическая задача вскрытия черепа и мозговых оболочек была неизбежным этапом сколько-нибудь точного эксперимента над корой полушарий.

Открытием исключительной важности была демонстрация колебательной «энцефалограммы», которую можно получить на чувствительном электроскопе при применении усилительной методики с электродов, прикасающихся к коже головы (Бергер, 1926, 1929).

В течение последних 15 лет стало на твердые ноги учение о биоэлектрических колебаниях и ритмах в коре. Стало возможно регистрировать и измерять их, не разрушая черепа, и по записям электрических эффектов на гальванометре или осциллографе в какой-то мере судить о природе и характере тех кортикальных процессов, которые вызывают эти электрические явления. Инициатива применения современного струнного гальванометра для изучения токов действия в коре теплокровного животного принадлежит киевскому физиологу Правдичу-Неминскому (1925). Заслуга этого работника в том, что он первый установил в деятельной коре животного сосуществование нескольких ритмов, как бы накладывающихся друг на друга. Можно думать, что различные клеточные группы в коре возбуждаются в разных ритмах и с различными величинами электрических потенциалов. Бергер в Иене установил такую же множественность ритмов в коре человека.

В настоящее время токи действия мозга изучены уже настолько, что исследование их стало одним из диагностических приемов в клинике.

Известен целый ряд кортикальных ритмов; они обозначаются буквами греческого алфавита. Были описаны ритмы α, β, γ, δ. Стало более или менее точно известно относительно ритмов α и β, с деятельностью каких слоев коры они связаны. Один из способов такого определения заключается в том, что электроды гальванометра или осциллографа накладываются на голову так, что один из них, диффузный, прикасается к коже, скажем, затылка, другой же, точечный, может быть погружен в слои коры на различную глубину. По мере приближения к тому или иному клеточному слою коры картина регистрирующихся токов изменяется: токи изменяются и по величине и по знаку. Можно применить вдобавок метод термокоагуляции кортикального вещества, т. е. выключения из работы клеток того или иного поверхностного слоя коры, дабы видеть, что после этого останется. Убив клетки поверхностных слоев, наблюдают, какие ритмы еще остались, и приписывают их, естественно, клеткам оставшихся слоев или оставшегося слоя. Уединяя таким образом слои, можно разобраться, от каких клеток и слоев коры зависят отдельные компоненты сложного кортикального ритма.

Ритм α представляет собою относительно редкие и значительные по амплитуде волны продолжительностью до 100 σ и напряжением до 0,2—0,6 mV, частотою 8—10 в секунду. Область наиболее устойчивых и постоянных колебаний — в затылочной области коры. Наименьшее постоянство во лбу. Говоря вообще, колебания этого ритма отличаются большою изменчивостью даже у одного и того же лица в разные дни.

Ритм β представляет собою относительно частые волны небольших амплитуд продолжительностью в 35—40 σ и напряжением 0,13 mV, частотою 20—30 в секунду.

Что касается других ритмик, их самостоятельность еще не получила общего признания, и, может быть, их придется рассматривать как производные колебания от первых двух.

У нас в Союзе наибольшим мастером в области изучения кортикальных ритмов является доктор М. Н. Ливанов в Москве. Изучая осциллограммы приемами гармонического анализа Фурье при тех дополнениях, которые были внесены в этот метод Н. А. Бернштейном, Ливанов мог установить подвижность отдельных периодик, сгруппировывание волн на определенные участки времени, когда получаются производные ампли-

туды большой высоты, затем торможение определенных периодик, сопряженное с усилением колебательного возбуждения в других. Получается как бы доминирование клеточных возбуждений в том или ином кортикальном слое при одновременном угнетении токов в других слоях. Картины этого типа получаются при раздражении тех или иных рецептивных приборов. Независимо от раздражений с периферии описанные выше основные ритмы продолжаются спонтанно. Приходится говорить об «автоматизме» кортикальных возбуждений наподобие того, как мы говорим об «автоматизме» дыхательного центра в продолговатом мозгу или об «автоматизме» красного ядра в среднем мозгу. Периферические стимулы из органов чувств трансформируют ритмы возбуждений и порядки их протекания в коре, но кортикальные клетки способны к колебательным разрядам возбуждения и при полном физиологическом «покое» организма. В периферической нервно-мышечной системе мы так привыкли, что лишь прикладываемый нами раздражитель впервые инициирует возбуждение в ткани, которая без него покоится неопределенно долго! «Спонтанное» возбуждение высших центров кажется для нас загадочным! Приходится признать, однако, что оно составляет там нормальное явление, причем внешнее раздражение лишь видоизменяет порядки его протекания во времени. Впрочем, удивительная настойчивость этих колебательных разрядов в коре настолько исключительна, что невольно побуждала к пересмотру всего вопроса. Дело в том, что еще при более или менее поверхностном сне и при неглубоком наркозе электрические колебания в коре продолжаются и в основных чертах изменяются мало, более или менее замедляясь. Лишь с наступлением более глубокого сна или наркотического угнетения колебания эти обрываются и притом более или менее внезапно, с тем, чтобы скачком возобновиться при начале просыпания. В дальнейших опытах оказалось, что еще при пересечениях мозгового ствола колебания в коре продолжаются в той или иной степени. Наиболее выразительно, в смысле выключения кортикальных ритмов, действует пересечение по таламо-кортикальным путям (Бремер, Ф. Х. Леви, Гамман). Бишоф склоняется поэтому к мнению, что кортикальные ритмы являются выражением взаимодействия центров собственно коры с центрами *thalami optici*. Если это подтвердится, то в основе периодических разрядов возбуждения в коре скрывался бы не столько «автоматизм» разряжающейся активности центров на месте, сколько все вновь и вновь продолжающееся взаимное стимулирование нервных центров в замкнутом цикле, вроде того моторно-проприоцептивного цикла, который предполагался Джэмсом в спинальных этажах, или церебро-церебеллярного цикла, который Иелгерсма и Винклер указали в качестве непременного фактора для осуществления нормального речевого процесса. В данном случае дело идет о кортико-таламическом цикле.

Мы отметили, что наиболее мощные потенциалы складываются в затылочной области коры, т. е. в оптической области ее. В ответ на раздражение оптических рецепторов в оптической области коры наблюдается еще более выраженное расхождение во времени между разрядами различных амплитуд, интервалов и ритмов, чем было до раздражения периферических рецепторов. Было бы наивно, конечно, думать, что физиологическая интеграция достигается всегда и везде только синхронизацией в нервных путях. Сплошь и рядом она должна опираться на сопряженные торможения, т. е. на вящее расхождение во времени возбуждения отдельных приборов действующей системы. Согласно Бишофу и О'Леари, в стимулированной с периферии затылочной коре можно различить, во-

первых, очень краткие и частые разряды высоких амплитуд, напоминающие токи действия периферических нервов; во-вторых, волны устойчивых ритмов и продолжительностью 5—10 σ, причем именно эти волны возрастают и по частоте и по амплитудам под влиянием стрихнина; в-третьих, наблюдаются волны длительного протекания до 100 σ. Более детальное изучение приводит авторов к убеждению, что первый порядок разрядов представляет собою «spikes» афферентных нервных волокон в коре; второй порядок — это разряды вставочных нейронов коры, прежде всего нейронов гранулярного слоя; третий порядок — возбуждения эфферентных ганглиозных клеток коры по преимуществу. Вместе с тем два последних порядка кортикальных разрядов могут быть поставлены в соответствие ранее рассмотренным ритмам: более частому и более устойчивому β и менее частому и менее устойчивому, но зато более мощному по амплитудам ритму α. Именно более низкие и правильные ритмы относительно больших амплитуд преобладают в покое и при переходах ко сну. Периферическая стимуляция рецепторов ведет, напротив, к торможению волн ритма α, но к повышению амплитуд и частот ритма β. Это усиление возбуждений ритма β более или менее отвечает участку проекций на кору раздражаемого рецептора: зрению, обонянию, слуху, тактильной рецепции. Когда наблюдение ведется на бодрствующем, то соответственно тому, какие сензорные участки коры в данный момент возбуждаются, в ту же сторону отмечаются видимые выражения акта внимания, интереса, эмотивного волнения (Дэвис, Эктор, Дюруп, Фессар и др.). Очень сильное раздражение периферических приборов ведет к распространению реакции на всю кору.

Представляет значительный интерес ход изменения кортикальных ритмов в онтогенезе (И. Р. Смит, Линдслей). Наиболее рано складывающийся α-ритм у человека в возрасте 2—3 месяцев дает себя знать в затылочной, т. е. в зрительной области с частотою 3—4 периода в секунду. Ритм этот затем повышается постепенно с тем, чтобы к возрасту 9—10 лет достигнуть 10 периодов в секунду, т. е. стать к этому сроку уже зрелым. Если α-ритм связывать, согласно Бишофу, с деятельностью эффективных ганглиев коры, то только что приведенные цифры можно было бы читать так, что к 10-летнему возрасту человека эфферентная система его коры успевает достичь количественно зрелого состояния. Общие пути пирамидальной системы количественно определились. Дальнейшее развертывание кортикального субстрата продолжается в слоях мелких клеток с короткими аксонами, в особенности в гранулярном слое. Что на более поздних стадиях эволюции коры развертываются в особенности мелкоклеточные слои с короткими аксонами, это отмечалось в свое время еще Рамон-и-Кахалем. Физиологически дело приходится понимать так, что с достижением количественного постоянства эфферентной системы коры функциональное развитие коры идет далее в сторону включения все большего числа вставочных нейронов, а от этих последних — все новых и новых дополнительных синапсов к «общим путям» коры в смысле Шеррингтона. Клетки гранулярных слоев, принимая на себя сигнализации (нервные импульсы) с проекционных кортикопетальных путей, восходящих от периферических рецепторов, в свою очередь, отправляют пути к другим клеткам коры и к местам конвергенции синапсов у эфферентных ганглиозных клеток пирамидальной системы. Тем более поучительно поведение α-ритма, т. е. ритма эфферентных клеток в особенности, в зависимости от наличного прихода импульсов с периферических рецепторов. Во время сна, когда приход импульсов от рецепторов в коре ослабевает или прекращается, α-ритм становится более однообразным и редким, могут появляться затяжные, очень растянутые во времени волны. Но зато

акустические стимулы из среды могут возобновлять вспышки α-ритма, независимо от полного просыпания. Вместе с тем, как только зрительные, акустические или тактильные раздражения начинают вызывать местную активность β-ритма, они служат поводом для задержки и блока α-ритма. Повидимому, мы можем различить здесь зависимость, уже знакомую нам по низшим этажам центральной нервной системы: в зависимости от того, в каком порядке и в какой исторической последовательности нервные импульсы будут достигать последних синапсов у исполнительных нейронов коры, эти последние будут реагировать то вспышками возбуждения, то торможением.

У нас были поводы отметить, что то, что мы называем «физиологическим покоем» органов и организма, не есть само собою разумеющееся состояние бездеятельности «за отсутствием импульсов», но представляет собою особую форму активной реакции, предполагающую высокую степень организации физиологического субстрата и, в частности, нервной системы. В связи с этим представляет исключительный интерес только что отмеченное нами обстоятельство, на которое обратил внимание Бергер: наиболее правильный и бесперебойный ритм электрических разрядов коры, в особенности периодов α с их высокими амплитудами, получается именно в состоянии физиологического покоя, т. е. при отсутствии импульсов с органов рецепции. Правильный, почти гармонический ритм кортикальных разрядов является как бы фоном, на котором отмечаются текущие сигналы с рецепторов.

ЛЕКЦИЯ XXIII

ИСПОЛНИТЕЛЬНЫЕ ПРИБОРЫ КОРЫ

Эфферентные пути коры. Кора полушарий может иметь двоякий доступ к мотонейронам низших сегментов, т. е. к общим конечным путям центральной нервной системы и к последним исполнительным реакциям на периферии. Первый доступ через посредство экстрапирамидальной нервной системы, т. е. через относительно короткие пути коры к *corpus striatum*, к субталамическим ядрам межуточного мозга и к красному ядру среднего мозга, откуда начинаются рубро-спинальные пути к дальнейшим сегментам мозгового ствола. О существовании этого филогенетически древнейшего, конструктивно-сложного пути сообщения от коры к мотонейронам мозгового ствола долгое время ничего не знали, пока не установил его клинически покойный Монаков. Естественно, что наблюдать деятельность этого пути становится возможным лишь тогда, когда деятельность главного эфферентного аппарата коры, т. е. «пирамидальной системы», устранена вследствие заболевания или вследствие экспериментальной операции. Второй доступ к исполнительным мотонейронам ствола кора имеет через посредство длинных и спрямленных путей пирамидальной системы, т. е. через посредство кортико-спинальных и кортико-медуллярных трактов. По подсчетам Кэмпбелла на человеке число путей пирамидального тракта, исходящего из одного мозгового полушария, достигает 250 000. Из этого числа десятая часть должна начинаться собственно от «гигантских пирамидальных клеток Беца», так как по подсчетам того же Кэмпбелла на одно полушарие человека приходится около 25 000 ганглиозных клеток этого типа. Во всяком случае среди путей непосредственной и ускоренной сигнализации коры в исполнительные станции мозгового ствола большим пирамидальным клеткам пятого кортикального слоя принадлежит значительная роль, и мы можем их рассматривать в качестве, если не исключительных, то во всяком случае важных общих путей коры, к которым конвергируют

сообщения из разнообразных других областей и клеточных групп коры.

Мы вспоминаем разницу между тем, что называется общим конечным путем, и тем, что называется общим путем. Когда дело идет о конвергировании нервных путей перед последней исполнительной нервной инстанцией, т. е. перед группой мотонейронов, непосредственно направляющихся к мышцам, то мы имеем перед собою общий конечный путь. Когда же дело идет о конвергировании нервных путей в том или ином центральном уровне перед некоторою группой нейронов данного уровня, выносящих из него сигналы на нижележащие центральные уровни, мы имеем перед собою не «конечные общие пути» к исполнительным органам, а лишь «общие пути» данного уровня к нижележащим сегментам нервной системы. Об общем конечном пути можно говорить лишь там, где дело идет о начале последних мотонейронов перед мускулатурой, т. е. о передних рогах спинного мозга и об их аналогах медуллярного уровня. Об общем пути мы могли и должны были говорить по поводу красного ядра и рубро-спинального пути, являющихся предметом и посредником конвергирующих влияний на экстрапирамидальную двигательную систему со стороны и коры, и субкортикальных центров, и мозжечка, и мозгового ствола. Мы видели затем, что конвергирование нейроаксонов к общим путям дает себя знать в различных частях центральной нервной системы и в системе рецепторов, как общий принцип очень широкого применения. Он дает себя знать повсюду, где есть более или менее ограниченное конечное число выводящих нервных путей при значительно превышающем его числе приводящих нервных путей или вообще путей, могущих претендовать на соэксплоатацию данного выводящего пути. Общий путь является предметом множественной эксплоатации со стороны сходящихся к нему нервных путей. Он является и предметом многократного обслуживания со стороны всех тех инстанций и аппаратов, которые посылают к нему свои пути. Он является по необходимости и местом трансформирования во времени сходящихся к нему разнообразных влияний и ритмов возбуждения, дабы перестройкой и торможением одних из них и подкреплением других мог получиться правильно-координированный ритмический сигнал для дальнейшего проведения. В этом смысле общий путь есть область и орган нервной координации на местах. Физиологически мы должны представлять себе дело так, что ганглиозные клетки, которыми начинаются общие пути, учитывают и подытоживают всю совокупность влияний и импульсов, стекающихся к ним из конвергирующих путей, так что в результате, подлежащем дальнейшему проведению, в каждое мгновение оказываются учтенными и отраженными все мельчайшие участники сосредоточенного воздействия сходящихся путей на исходный синапс. Нам представляется не вполне правильным и довольно странным то представление, согласно которому упорядоченный и координированный результат возбуждения в общем пути достигается пропуском и неучитыванием очередных импульсов вследствие некоторого функционального дефекта, как бы своего рода утомления, или «относительного утомления» (Ферворн), или вследствие роковой необходимости всякой возбудимой системы разряжаться только по принципу «все или ничего» (Боудич, Гоч, К. Люкас). Со своей стороны, мы думаем, что координация в общем пути не есть парадоксальный результат дефектов впечатлительности и возбудимости вследствие утомления или вследствие периодического отсутствия

потенциалов. Лишь при нашем допущении, что возбуждение в ганглиозной клетке может тонко градуироваться соответственно приходящим к ней влияниям и импульсам, а координированный результат возбуждения в общем пути является пластическим отражением до тонкости всей совокупности дифференциальных влияний с синапса на возбудимую систему клетки, — лишь при этом допущении становится биологически понятным богатое развитие синапсов с тенденцией к умножению концевых ветвлений приходящих нейроаксонов и с тенденцией увеличить поверхность соприкосновения ганглиозной клетки с концевыми ветвлениями аксонов. В частности, обе эти тенденции очень выражены в аппарате пирамидальных клеток коры и, в особенности, гигантских пирамид Беца. На них мы имеем право смотреть, как на типичные общие пути коры головного мозга к исполнительным путям мозгового ствола.

Возобновив в своей памяти разницу между конечными общими путями и общими путями отдельных центральных этажей, мы должны отметить для коры полушарий следующие черты.

Кора полушарий является мощной участницей в пучках конвергенции, сходящихся перед мотонейронами мозгового ствола, как общими конечными путями. Внутри себя самой в лице пирамидальных эфферентных нейронов и, в частности, гигантских пирамид Беца, она имеет свои общие пути, к исходным клеткам которых конвергируют разнообразные кортикальные пути. Таким образом, на путях к мышцам через посредство собственно пирамидальной системы кора имеет по крайней мере две координирующих инстанции: в системе синапсов перед пирамидальными путями и в системе синапсов перед мотонейронами. Как повсюду, так и в коре, общий путь с конвергирующими синапсами перед ним является местом координации и новообразования очередных механизмов из всех тех, которые при прочих равных условиях на месте виртуально осуществимы. Не удивительно, что синапсы у больших пирамидальных клеток коры в последнее время являются предметом направленного внимания физиологов (Эдриан, Икклс, Лоренте де Но).

В пользу того утверждения, что эфферентные приборы коры сосредоточены в особенности в трех нижних слоях ее, говорит то наблюдение, что так наз. «вторичное», или Гудденовское перерождение, после перерезки пирамидальных путей в мозговом стволе, охватывает почти исключительно клетки IV, V и VI слоев (Монаков,Ниссль, Маринеско, Вилькенбург, Де Фриз). Если верно, что нижние инфрагранулярные слои коры соответствуют филогенетически древнейшим аппаратам неопаллиума, то сосредоточение эфферентных механизмов коры в инфрагранулярных слоях следует понимать так, что кора пользуется в качестве своих исполнительных органов филогенетически выработанными, старыми, унаследованными путями, с тем, чтобы, приняв их за свои «общие пути», трансформировать затем их работу, пластически перестраивать их механизмы соответственно возрастающему разнообразию новых и новых путей и заданий из прочей коры, вступающих дополнительно в процесс конвергенции перед эфферентными приборами. Очень характерно при этом, что чисто рецепторные, афферентные пути коры, образующие проекцию на кору сигналов из периферических органов рецепции и соответствующих им посредников *thalami optici*, проникают через нижние клеточные слои коры, не ветвясь, но восходя прямо к клеткам IV и III слоев. Здесь они распадаются сразу на множество ветвей, образующих целое сплетение вокруг и среди клеток Гольджи II рода, кото-

рые составляют толщу IV слоя; менее густое сплетение образуют они у клеток III слоя. Только что отмеченное сплетение среди клеток гранулярного слоя образует бесчисленное множество синапсов афферентных проводников коры с мелкими клетками IV слоя, а этот слой приходится расценивать, как аппарат «вставочных клеток», достигший в коре высокой гипертрофии. От вставочных клеток Гольджи II рода коротенькие нейроаксоны направляются к дендритам пирамидальных и веретеновидных клеток крупных и средних размеров. Стало быть, клетки гранулярного слоя являются посредниками передачи афферентных импульсов на эфферентные аппараты коры. Но, сверх того, восходящие афферентные пути могут подходить к восходящим дендритам больших и средних пирамидальных клеток и помимо гранулярного слоя, образуя непосредственно на них свои синапсы. Зато, как общее правило, афферентные пути от специальных рецепторов не дают синапсов у малых пирамид, у коротких веретеновидных клеток и у мелких клеток нижнего слоя. Эти клетки получают импульсы с боковых коллатералей ассоциативных и интракортикальных волокон, по мере проникания последних через слои коры.

Возвращаясь к основному эфферентному аппарату коры, т. е. к пирамидальным клеткам, необходимо отметить, что их нисходящие нейроаксоны отдают от себя боковые ветви, которые в свою очередь могут ветвиться и образовать при этом пути возвратного направления, теперь уже поднимающиеся к более поверхностным слоям. На эти возвратные (рекуррентные) ветвления в свое время обратил внимание Рамон-и-Кахаль, физиологическое же их значение подчеркнуто в особенности американцем Лоренте де Но. Замечательно следующее. Клетки IV (гранулярного) слоя поддерживают связи через свои аксоны с пирамидальными клетками III и II слоев и, в то же время, эти последние клетки ответвляют от своих аксонов коллатерали к клеткам IV слоя. Аксоны пирамидальных клеток, как правило, отдают на уровне V слоя большое количество более или менее горизонтальных ветвей, распространяющихся в V и VI слое, в особенности кверху от V слоя. В сущности такой же возвратный (рекуррентный) ход имеет место для длинных ассоциативных путей, соединяющих полушария через *corpus callosum*. Так, малые пирамидальные клетки, или глубоко лежащие звездчатые клетки VI слоя, отдают от себя такие ассоциативные волокна, спускающиеся из данного полушария с тем, чтобы через субкортикальное белое вещество и *callosum* проникнуть в симметричное полушарие и подняться там опять в кортикальные слои. Аксоны от клеток V и VI слоя, образуя густые сплетения на своем уровне, отдают от себя коллатерали, проникающие через V и IV слои до клеток III, II и даже I слоев.

Из только что изложенного становится ясно, что уже в самой структуре коры отпечатлена в широкой степени возможность распространения нервных импульсов по замкнутым циклам, вроде того межцентрального цикла, который был отмечен голландскими учеными Винклером и Иелгерсма и который мы рассматривали по поводу иннервации речевого аппарата. Афферентный импульс сообщается дендриту пирамидальной клетки, во-первых, через посредство восходящей ветви и ее ближайшего синапса в верхних кортикальных слоях; во-вторых, через посредство клеток Гольджи II рода в IV слое, т. е. через посредство мощного сплетения и множественных синапсов этого уровня. Принявший на себя импульсы из этих источников пирамидальный нейрон передает от себя разряды возбуждения в свой нейроаксон, который своими возвратными

сигналами на клетки гранулярного слоя и других верхних слоев коры имеет возможность трансформировать дальнейшее течение приходящих импульсов, а, стало быть, и свой конечный эффект.

В наиболее сокращенном виде эти зависимости изображены в следующей схеме Лоренте де Но (рис. 32). Схема подчеркивает значение системы вставочных нейронов в центральной нервной системе вообще, в аппарате коры полушарий, в особенности. Восходящий афферентный путь стимулирует дендрит пирамидальной клетки, а вместе и систему вставочных нейронов 1, 2, 3, 4.., которые увязаны синапсами между собою и с пирамидальной клеткой. Отсюда — аппарат, способный видоизменять и перестраивать ход начавшегося возбуждения в пирамидальной клетке. Сверх того, эфферентный нейроаксон этой последней своею возвратною ветвью r способен сигнализировать на систему вставочных нейронов о ходе текущего процесса возбуждения в пирамидальном нейроне и тем вносить дополнительные варианты в окончательный результат. Таков в самом сокращенном виде план синапса перед общим путем коры.

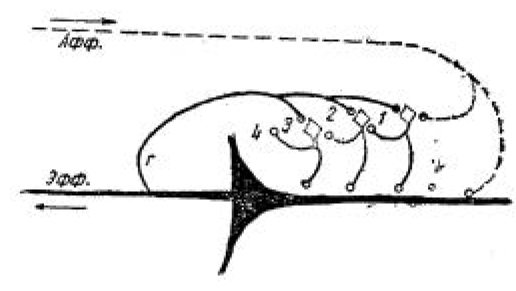


Рис. 32. Объяснение в тексте.

ЛЕКЦИЯ XXIV

РАЗЛИЧНЫЕ ФОРМЫ ВОЗБУЖДЕНИЯ В НЕРВНЫХ ПРИБОРАХ

Различные формы возбуждения в нервных элементах и как эти формы возбуждения между собою связаны. В классической физиологии долгое время господствовало представление, согласно которому в проводящих путях нервной системы существует лишь одна форма возбуждения в виде быстро проносящихся волн, которые играют роль нервных импульсов, или сигналов, и повторяются в нервных элементах с таким однообразием, что осуществляется пресловутый закон «все или ничего». Для этого закона, именно как общего закона нервного возбуждения, подыскивали оправдание и истолкование, во-первых, обще-биологического характера и, во-вторых, физико-химического характера. В обще-биологическом смысле закон «все или ничего» находил оправдание в том, что совершенство аппарата связи и сигнализации между органами требует того, чтобы импульсы, посылаемые из точки отправления, доставлялись к точкам назначения с такою неизменностью, как если бы сообщающиеся органы находились в непосредственном контакте, а нервный путь между ними играл роль лишь исключительно верного посредника, со своей стороны не вносящего в сигнализацию, по мере ее передачи, никаких изменений или перебоев. За время прохождения через нервный путь нервный сигнал не претерпевает никаких изменений. Иными словами: история прохождения нервного импульса через нервный путь не вносит в импульс никаких изменений. Или еще: история передачи нервного импульса через нервный путь не имеет значения для оформления импульса по его содержанию и величине.

В физико-химическом смысле закон «все или ничего» пробуют оправдать и обосновать ссылкою на то, что возбуждение в физиологическом суб-

*

страте имеет, будто бы, всегда характер взрыва, взрыв же разряжает потенциальную энергию на месте до конца, а в результате деятельность любой возбудимой системы должна сводиться к монотонной периодике возбуждений по образцу пулемета или митральезы: фаза разряда энергии, идущего всегда до конца, сменяется фазой очередной зарядки потенциала опять до прежней величины и т. д.

Ленинградская университетская физиологическая школа, исходя из учения Н. Е. Введенского о парабиозе, как типе возбуждения, вносила в учение о возбуждении принципиально новые черты, допуская довольно разнообразные модификации, в которых может выражаться состояние возбуждения в зависимости от субстрата, где оно в данное мгновение протекает, и от текущего состояния в субстрате в момент прихода импульса к последнему.

Прежде всего, состояние возбуждения отнюдь не обязательно убегает из места своего возникновения в виде быстро уносящейся волны. В определенных условиях оно может более или менее долго держаться на месте возникания в виде стационарного местного возбуждения. В течение многих лет один лишь боннский физиолог Эббеке с примыкающей к нему небольшой группой клиницистов поддерживал вместе с нами это представление о стационарном местном возбуждении под именем «Dauererregung». Развиваясь на месте, возбуждение может достигать здесь различных степеней, накопляясь и углубляясь под влиянием приходящих импульсов. В связи с этим отношение между раздражающим импульсом и эффектом возбуждения приравнивается не отношению между запалом и взрывом, но отношению между катализатором и регулируемым в своих скоростях процессом. Пока длится это состояние накапливания возбуждения на месте, участок субстрата, в котором оно слагается, является отзывчивым на широкий диапазон приходящих импульсов, возбудимость его повышена, и все приходящие к нему импульсы содействуют накапливанию местного возбуждения в нем. Непрерывно накапливаясь под влиянием текущих импульсов, местное возбуждение достигает некоторой величины, при которой оно становится источником отправления прерывистых волн возбуждения по проводящей системе. И здесь вступает в силу тот *optimum* и *pessimum* силы и частоты импульсов, когда в конечном эффекторе (мышцах) мы получаем то слитно-тоническое сокращение, то различные формы тетанических сокращений с торможениями во всех тех случаях, когда субстрат не успевает воспроизвести в себе ритм приходящих к нему импульсов. Вполне однообразный и монотонный ряд отдельных возбуждений в ритм приходящих импульсов, отвечающий ближайшим образом видимости «все или ничего», получается именно тогда, когда отдельные возбуждения в субстрате без осечки воспроизводят приходящие ритмы импульсов. Такой монотонный ряд будет, однако, характеризовать собою не какой-нибудь общий принцип или закон возбуждения физиологического субстрата, но специальную частную форму его жизнедеятельности, требующую для себя вполне определенных условий. С изложенной точки зрения как представить себе судьбу нервного импульса, возникшего в нервном пути? Пока он пробегает по однородному нервному проводнику, например, по нейроаксону, он может следовать в ряду других, ему подобных, с такою же скоростью и амплитудой, каковы они у последних, и тогда он будет участником ритмической сигнализации на дальнейшие участки пути. Если на пути окажется участок стационарного возбуждения, добежавший до него импульс будет содействовать накапливанию в нем состояния возбуждения, но в дальнейшие нервные пути не пройдет, пока возбуждение в участке стационарной электроотрицательности не достигнет той величины, когда оно будет способно отправлять от себя волны в дальнейший

нервный путь. Участок стационарного возбуждения и участок замедленного развития процесса возбуждения будут создавать таким образом временную задержку для нашего импульса, как и для других, ему подобных, в зависимости от степени возбуждения, успевшей образоваться на месте. Строго срочная задержка для нашего импульса будет создаваться также столкновением его в одном и том же пункте проводящего пути с другим, встречным импульсом, как это бывает, например, в искусственном опыте при столкновении прямого и антидромного импульсов в мотонейроне или в натуральном случае одновременного подхода импульсов с двух путей, конвергирующих к одному и тому же общему пути. Перед нами механизмы срочной задержки одних нервных возбуждений другими нервными же возбуждениями, причем мы видим и условия модификации нервного импульса из возбуждающего в тормозящий.

Мы видим отсюда, какие разнообразные модификации могут происходить в судьбе нервного импульса по мере его пробегания через нервные пути и в какие разнообразные формы может выливаться его возбуждающее влияние на различные участки проводящей цепи. Поистине результат нашего импульса в последнем эффекторе будет зависеть от всей истории прохождения импульса от начала до эффектора. И именно история прохождения возбуждения через нервные станции определяет собою форму его последнего выражения. Чтобы понять результат реакции, необходимо знать историю ее образования в нервных элементах не только в макро-, но и в микро-интервалах времени.

Относительно простым количественным фактором, которым определяется развитие возбуждений в нервных путях с качественной модификацией складывающегося результата, является скорость развития и заканчивания возбуждения в отдельных звеньях нервного пути, т. е. физиологическая лабильность проводящих звеньев.

Когда в конце курса я напоминаю еще раз эти руководящие линии Ленинградской университетской физиологической школы, я имею в виду в особенности сопоставить их с теми новыми исканиями, которые возникли в международной физиологии в последние годы в связи с попытками разобраться в ходе возбуждений в цепях нейронов, которые открылись в кортикальных слоях. Разбираясь в судьбе возбуждений в сложной цепи нейронов, связывающей клеточные слои коры от ее поверхности вглубь, невольно ставишь перед собой вопрос о сложной истории, которую должны претерпевать нервные импульсы по мере проникания через мелкие клетки гранулярных слоев к поверхностям дендритов больших пирамид и далее в нейроаксоны этих последних. Именно здесь суждено было сблизиться в понимании нервных процессов представителям весьма различных направлений физиологической мысли. Ученики Шеррингтона, сотрудники Эббеке, парижская школа Лапика, Эдриан и Нью-Иоркская школа с Гассером и де Но во главе, за десятилетие с 1930 г. выдвинули ряд новых фактов и концепций, совпадающих с предвидениями и представлениями школы Н. Е. Введенского подчас до полного тождества. Если в недавнем прошлом, до 1930 г., при безраздельном господстве закона «все или ничего» для правоверного представителя западной неврологии не могло быть речи о местном стационарном возбуждении, и нам ставили в укор наше учение о накапливании возбуждения в ганглиозной группе под действием текущих импульсов, то после 1930 г. не только допущен, но и поставлен на очередь во всей остроте вопрос о том, как может слагаться в субстрате «гладкий и неколебательный потенциал действия», свидетельствующий о местном возбуждении, как этот местный

потенциал может служить источником отправления волн возбуждения и как это «местное состояние возбуждения» может возрастать и доходить до группового разряда под влиянием дополнительных импульсов. Стационарное местное возбуждение в центрах стали представлять себе по двум типам. Во-первых, по типу парабиоза и, во-вторых, по типу замкнутого на себя межцентрального цикла. Примеры того и другого типа мы с вами имели в предыдущем курсе. По типу парабиоза местное возбуждение в центрах должно иметь место там, где имеется множественный синапс, передающий залпы учащенных импульсов на дендриты и тело ганглиозной клетки. По типу замкнутого цикла местное возбуждение будет иметь место там, где группа центров увязана межцентральными путями и через их посредство все вновь и вновь стимулирует возбуждение участников цикла как бы по образу «порочного круга». Вы вспоминаете о цикле Иелгерсма и Винклера, который мы рассматривали ранее. Надо допустить, что и тот и другой механизм стационарного возбуждения может и должен иметь место в центральной нервной системе и, в частности, в коре полушарий. Там, где мы имеем конвергенцию нейроаксонов с их последними разветвлениями к одному общему пути, в ганглиозных клетках этого общего пути, под действием множества бомбардирующих импульсов, должно развиваться и накапливаться длительное состояние возбуждения, изменяющееся по величине и, при достижении некоторого предельного значения, способное отправлять от себя разряжающиеся импульсы возбуждения в соответствующий нейроаксон. При ближайшем изучении синапсов перед ганглиозными клетками общего пути обнаружилось, что дело идет здесь не только о конвергенции путей из разных отделов нервной системы, но еще и о том, что каждый отдельный нейроаксон, конвергирующий к клетке общего пути, прежде чем подойти к поверхности этой клетки, распадается на более или менее множественную концевую кисть, так что приходящая по данному аксону волна возбуждения превращается в последний момент в целую группу не вполне совпадающих во времени импульсов. Происходит, как говорят, дисперсия нервных импульсов во времени. Можно теперь представить себе, с каким множеством бомбардирующих импульсов приходится иметь дело ганглиозной клетке общего пути, когда к ней сходятся такие концевые кисти от многих конвергирующих путей. Дело идет о суммации и накоплении в ганглиозной клетке всего этого множества возбуждающих влияний, о «модификации общего состояния» (Лапик) данной клетки наподобие тех изменений состояния, которые происходят под влиянием электротона. Если под действием предыдущих импульсов состояние возбуждения в ганглиозной клетке достигло уже почти того уровня, когда клетка готова разрядиться импульсами в свой нейроаксон, то уже слабого вновь приходящего афферентного импульса будет достаточно для того, чтобы подготовленная таким образом клетка разрядилась в свой нейроаксон почти без признаков центральной задержки, т. е. без того дополнительного скрытого периода, который требуется для проведения отдельного импульса через центры. В постепенно подготовленной к разряду ганглиозной клетке дополнительный импульс доводит возбуждение до разряда в нейроаксон с такой скоростью, как будто импульс пробегал через гомогенный нервный проводник. На той же самой ганглиозной клетке до предварительной подготовки такой же импульс потребовал бы для своего проведения значительного скрытого периода, или даже неоднократного повторения, чтобы раскачать «центральную задержку». В зависимости от степени предварительной подготовки в данной ганглиозной группе мы будем иметь в ней то такое поведение,

которое придется характеризовать, как ее экзальтацию, т. е. повышенную возбудимость, ускоренное проведение импульсов, высокую лабильность, то, напротив, такое поведение, которое придется описать, как торможение текущих импульсов.

В настоящее время явилась возможность измерить, сколько времени длится в ганглиозной клетке скрытое следовое возбуждение от предыдущего залпа импульсов, дабы следующий за ним второй залп импульсов мог еще использовать этот след и довести его посредством скрытой суммации до того предела, когда клетка начнет разряжать волны возбуждения в нейроаксон. Если два залпа приходят к клетке одновременно или почти одновременно, скрытая суммация будет протекать наиболее быстро, и клетка ускоренно перейдет к разрядам импульсов в нейроаксон. Расставляя два залпа во времени, можно видеть, что суммация эффектов с синапса ослабевает при интервале между залпами в 0,2 σ и прекращается при интервале в 0,4 σ; когда синапсы держат ганглиозную клетку длительно под беглым огнем импульсов, клетка будет длительно же удерживать в себе те или иные степени возбужденного состояния, т. е. ту или иную степень готовности к ответу на добавочный импульс полномерного волнового возбуждения в нейроаксон.

На приведенной ранее схеме кортикальных нейронных цепей только что изложенный механизм стационарного возбуждения имеет место в особенности в пирамидальной клетке с множественным синапсом на поверхности ее тела и ее дендритов.

Аппарат, необходимый для стационарного возбуждения по типу замкнутого межцентрального цикла имеется на той же схеме в виде колец: гранулярная клетка → дендрит пирамидальной клетки → аксон пирамидальной клетки → возвратная коллатераль последнего → гранулярная клетка. Добавочные кольца имеются между клетками гранулярного слоя и отростками пирамидальной клетки. Когда пирамидальная клетка начнет разряжать волны возбуждения в свой нейроаксон, коллатеральные ветви понесут волны возвратно в толщу гранулярных клеток, чтобы возобновить и, вероятно, трансформировать их импульсы на пирамидальные дендриты, влияя через них на состояние возбуждения в самой пирамидальной клетке. В микроскопических масштабах видим мы здесь межнейронный цикл, аналогичный тому, что в макроскопических масштабах описан был нами, как межцентральный цикл между корою большого мозга, мозговым стволом и корою мозжечка. И здесь, как там, физиологический смысл его в саморегуляции текущего процесса на ходу работы.

ЛЕКЦИЯ XXV

НЕКОТОРЫЕ ПРИНЦИПЫ КООРДИНАЦИИ

Принцип общего пути. На протяжении всего изложения физиологии центров мы исходили из принципа общего пути, как основного принципа нервной координации. Основная мысль этого принципа, именно как принципа координации, заключается в том, что увязка и координация в деятельности центров происходят не оттого, что в дело вмешивается какой-то дополнительный специально «координирующий» центр высшего порядка, привносящий впервые увязку и порядок в хаотическую до сих пор активность низших центральных уровней; она происходит в любом центральном уровне на месте и происходит по необходимости потому, что в любом центральном уровне исполнительных аппаратов меньше, чем претендующих на их эксплоатацию афферентных путей. Вследствие такого отношения между афферентными и эфферентными приборами, последние принуждены а) вырабатывать в себе столько возмож-

ных модификаций действия, сколько конвергирующих афферентных приборов, и б) в каждый отдельный момент давать место одной модификации действия изо всех возможных, тормозя все прочие и тем самым превращая рефлекторный прибор на данный момент в полносвязный механизм с одною степенью свободы.

Как видим, принцип общего пути есть не что иное, как принцип виртуальных механизмов, последовательно осуществляемых в группе исполнительных путей и органов афферентными импульсами, причем для каждого отдельного момента полносвязность очередного механизма достигается не иначе, как срочным торможением всех прочих, на месте возможных механизмов.

Физиологический смысл общего пути и понятие о физиологическом механизме. Физиологическое значение общего пути, как координирующего аппарата, нагляднее всего видно там, где открыты непосредственному наблюдению эффекторы общего пути. Мы имеем это в конечном общем пути, состоящем из мотонейронов с мышцами. То, что наблюдаем мы здесь, принципиально переносится *mutatis mutandis* на общие пути высших уровней. Общий конечный путь, обслуживающий мускулатуру конечности, представляет собою более или менее определенное, сравнительно небольшое количество мотонейронов с соответствующими мышцами, которое дает возможность осуществить в конечности механизмы то экстензорного толчка, то сгибания, то разгибания, то приведения или отведения, то чесания в различных его модификациях и т. д. Механизмы эти сменяют друг друга в конечном общем пути в зависимости от того, какие из конвергирующих к нему нервных путей в данный момент стимулированы в особенности. Итак, конечный путь скрывает в себе возможность разнообразных рабочих применений, приблизительно стольких рабочих применений, сколько разнообразных афферентных путей к нему конвергируют; но каждое из этих рабочих применений, каждый из осуществляющихся механизмов имеет возможность протекать, хотя бы очень не надолго, вполне отдельно и полносвязно только при условии исключения на соответствующий срок всех прочих возможных движений и механизмов в тех же мышцах и сочленениях. Механизмы получаются в анатомических костно-мускульных системах не иначе, как торможением возможных перемещений за исключением одного, в направлении которого в данный момент протекает реакция.

Чем же отличается физиологический механизм в теле животного от технического механизма? Во-первых, тем, что он образуется на самом ходу реакции, и, во-вторых, тем, что в техническом механизме однажды избранная для эксплоатации степень свободы обеспечивается конструкцией раз навсегда, тогда как в рефлекторном приборе на одних и тех же конструкциях может быть осуществлено последовательно столько переменных механизмов, сколько есть налицо степеней свободы, каждый же из последовательно осуществляемых механизмов достигается постольку, поскольку активно тормозятся все имеющиеся налицо степени свободы, кроме одной.

Значение коры мозга в развитии общего пути. Когда данный общий путь включается в работу более высоких центральных этажей, это значит, что к нему конвергируют и в его воронке начинают участвовать дополнительные пути из этих новых этажей, преобладание приводящих путей над исполнительными еще возросло, количество виртуальных механизмов на месте увеличилось, увеличилась и потребность в торможении для успешного осуществления возможных на месте дей-

ствий в достаточно чистом виде. Например: с момента включения мотонейронов передней конечности в систему кортикальных путей к прежним возможным и исторически достаточно выработанным механизмам сгибания, разгибания, отведения, приведения, чесания и т. д. прибавляется ряд новых механизмов, в том числе таких тонких, как писание и рисование. Диапазон возможных применений общего пути возрос, но тем самым возросли и задачи срочного и точного торможения анатомически возможных, но в данный момент вредящих движений, когда на очереди у человека механизм письма. Каждый из нас вспоминает из личного опыта, что немало упражнений и труда требовалось для того, чтобы достаточно дисциплинировать поведение руки, прежде чем мы научимся координировать быстрое и четкое письмо, выключив позывы к другим, в данный момент несвоевременным движениям.

Принцип общего пути, принцип виртуальных механизмов говорят о том, что система рецептивных и афферентных путей в нервной системе и в отдельных ее участках возрастает и дифференцируется в филогенезе скорее, чем система исполнительных приборов. Отсюда и возникает характерная позиция центральной нервной системы, сопровождающая ее, повидимому, во всех ее задачах: как можно было бы в бесконечно разнообразной и калейдоскопически изменяющейся конкретной среде обойтись при помощи конечного и, вообще говоря, небольшого количества исполнительных инструментов и умений, которыми располагает в каждый данный момент организм? Задача решается нервною системою, говоря вообще, так: прежде чем в порядке филогенеза будет возможно заговорить о возникновении нового исполнительного инструмента и нового рабочего органа соответственно новым заданиям среды, *в пределах еще прежних исполнительных инструментов онтогенетически вырабатываются новые функциональные разновидности действия, оказывающиеся на положении виртуальных механизмов и достигающиеся новыми сочетаниями прежних анатомо-физиологических данных.*

Связь развития общего пути с возрастанием лабильности. Я думаю, что нам нет нужды много распространяться о том, что с умножением в общем пути числа виртуальных механизмов, т. е. с умножением конвергирующих к нему путей из высших этажей и с возрастающим разнообразием возможного рабочего его применения, на очередь становится во все более острой форме *необходимость обеспечить достаточную скорость смены в общих путях последовательных механизмов*, т. е. достаточную быстроту и четкость последовательных переходов действующего нервно-мышечного субстрата от выработки одного механизма к выработке другого. Если в порядке спинальной иннервации данный нервно-мышечный субстрат передней конечности мог осуществлять в себе, например, шесть последовательных механизмов и смена этих последних могла уложиться в отрезок времени t_1 t_2, то с включением субстрата в центральную иннервацию число возможных в нем механизмов значительно возрастает, и в прежний отрезок времени t_1 t_2 надо будет обеспечить смену уже не шести, а примерно двадцати пяти механизмов. Это *предполагает, очевидно, значительно увеличенную скорость и четкость осуществления каждого из механизмов, а также переходов между ними.* В свою очередь возрастающая быстрота и четкость переходов предполагают возрастающую быстроту срочной сигнализации в нервных путях, т. е. *возрастающую лабильность действующего суб-*

страта. Все это делает понятным физиологический смысл возрастания лабильности в нервных и мышечных аппаратах по мере онтогенетического созревания нервной системы и по мере возникания для нее новых задач.

Изложенное до сих пор относительно принципа общего пути, как принципа координации, может быть формулировано вкратце таким образом. Нервная координация, или, говоря по-русски, соподчинение физиологических приборов в порядке их нервной увязки есть процесс вынужденный и не предполагает для себя вмешательства какого-либо дополнительного, специально «координирующего» центра. Координация в смысле соподчинения нервных актов получается по необходимости из невозможности осуществить одновременно требующиеся механизмы в одном и том же, относительно узко очерченном исполнительном аппарате. Чем больше новых функций вырабатывается в прежнем субстрате, т. е. чем большее число виртуальных механизмов может быть осуществлено в общем пути, тем выше лабильность возбуждающихся систем, тем уплотненнее во времени могут происходить переходы от одной функции к другой и от одного механизма в другой. Но, вместе с тем, тем отчетливее во времени протекание каждого из сменяющихся механизмов с переходами от одного рабочего вектора к другому. Это значит, что возрастающее разнообразие возможных отправлений и механизмов в общем пути само по себе предполагает возрастающую четкость и срочность наступления торможения прочих возможных механизмов, когда имеется на очереди механизм с определенным вектором действия. Как бы кратко ни было протекание каждого отдельного механизма во времени, в субстрате высокой лабильности он успевает протекать с отчетливостью полносвязной системы, со срочным торможением прочих возможных реакций. Отсюда мы можем догадываться: чем более многообразны функции нервного субстрата, тем более полносвязна должна быть работа нервной системы в целом, но тем быстрее возможны переходы от одного механизма к другому. Чем более высоко дифференцирована нервная система по многообразию доступных ей отправлений, тем больше значение сроков протекания отдельных возбуждений и отдельных компонентов реакций в ней, тем больше значение и срочного торможения в момент протекания отдельного механизма.

ЛЕКЦИЯ XXVI

НЕКОТОРЫЕ ПРИНЦИПЫ КООРДИНАЦИИ

(Продолжение)

Общие пути в коре большого мозга. Принцип доминанты. По поводу общих путей специально в коре полушарий надо отметить, что между ними должны играть во всяком случае выдающуюся роль те, которые связаны с пирамидальными клетками кортико-спинальных и кортико-медуллярных путей. Бесчисленные синапсы на их дендритах и клеточных телах создают исключительно благоприятные условия для того, чтобы в этих клетках могло длительно поддерживаться и накапливаться местное стационарное возбуждение под влиянием вновь и вновь приходящих импульсов. Когда приходящие импульсы доведут возбуждение ганглиозной клетки почти до рубежа, когда готовы начаться разряды возбуждения в виде волновых импульсов в ее нейроаксон, удобно может наблюдаться момент, когда поднимающийся в кору дополнительный импульс доводит кору до разрядов в нисходящие пути с такой скоростью, как будто бы и не было никакой центральной задержки, а заранее

подготовленная ганглиозная клетка проводила через себя импульсы так же быстро, как и гомогенный нервный путь. Если на высоте готовности начать разряды возбуждения в нейроаксоны ганглиозная клетка оказывается исключительно отзывчивой на вновь приходящие импульсы, дабы по их поводу фактически приступить к очередной отправке волн возбуждения к эффекторам мозгового ствола, то при том состоянии, когда стационарное возбуждение в клетке еще продолжает накапливаться, приходящие в клетку импульсы идут всего лишь на поддержку местной скрытой суммации возбуждения на месте, но не проводятся далее; тогда мы будем иметь в результате уже не экзальтацию, как в первом случае, но торможение импульсов. Происходить и тот и другой эффект будут в том же самом аппарате ганглиозной клетки в зависимости от состояния, в котором приходящие импульсы будут заставать данную клетку. Внезапный, очень сгущенный во времени залп импульсов на клетку сразу из множества ее синапсов может довести ее до интенсивного и очень быстро заканчивающегося разряда возбуждения в порядке своего рода «детонации», как стал выражаться Иккл с.

Что касается кортико-педальных, восходящих импульсов, то, как мы видали, они приносятся путями, пронизывающими нижние инфрагранулярные клеточные слои коры без ветвления и синапсов, но зато они дают богато развитые концевые сплетения с многими синапсами, во-первых, среди клеток гранулярных слоев и, во-вторых, у дендритов пирамидальных клеток с длинными аксонами. Афферентные импульсы могут достигать общих путей коры в лице пирамидальных клеток, во-первых, через посредство синапсов от гранулярных клеток и, во-вторых, через непосредственные синапсы от афферентных путей. Мы вспоминаем, что система синапсов у пирамидальных клеток увеличивается дополнительно телодендриями от ассоциативных и других внутрикортикальных путей. Человеческая кора по сравнению с низшими кортикальными аппаратами характеризуется в особенности мощным развитием гранулярных слоев. Будучи посредниками в передаче эфферентных импульсов к дендритам пирамидальных клеток, они должны играть роль многократных трансформаторов для этих импульсов, причем пирамидальные клетки с момента возникновения разрядов возбуждения из них в их аксоны оказываются способными сигнализировать, со своей стороны, на эти гранулярные трансформаторы через аппарат возвратных коллатералей. Все это говорит за то, что стационарное возбуждение в общем пути коры, равно как моменты возникновения эфферентных импульсов из коры в мозговой ствол, регулируются чрезвычайно тщательно в системе гранулярных слоев. Клетки же этих последних, будучи заключены в густые концевые сплетения от афферентных восходящих путей, могут подвергаться стимуляции с этих путей почти мгновенно целыми группами, изменяя в себе функциональное состояние сразу множественными же группами. На это обстоятельство обращает нарочитое внимание Де-Но, предполагая здесь важный момент внутрикорковой координации. Весьма правдоподобно предположение И. С. Беритова, что групповые изменения функционального состояния в гранулярных клетках под действием окружающего сплетения аналогичны то катэлектротону с повышением возбудимости, то анэлектротону с угнетением возбудимости. В таком случае нетрудно представить себе, как должны варьировать посылаемые из гранулярных клеток импульсы и по амплитудам и по частотам и как будут, в связи с этим, изменяться сроки прихода импульсов к пирамидальным клеткам.

Принцип доминанты. Теперь надо сказать вкратце о принципе доминанты. После только что изложенного нами о роли стационарного возбуждения, с одной стороны, и об аппарате общего пути, — с другой, понимание принципа доминанты не представляет уже никаких затруднений. Тем самым, что аппарат общего пути занят в текущий момент осуществлением некоторого определенного механизма, в нем оказываются снятыми с очереди и вытесненными прочие механизмы, фактически возможные в том же общем пути. Это значит, что возбуждение аппарата общего пути в сторону определенного рабочего вектора предполагает сопряженное с этим возбуждением торможение на данный момент времени других движений в том же общем пути. Это сопряженное торможение является и последствием возбуждения в аппарате общего пути определенных нервных элементов, непосредственно направленных на выполнение работы в формирующемся механизме, но оно же является и условием оформления данного механизма. При этом в торможении этом, имеющем явно координирующий характер в центрах, выступают отчетливо, с одной стороны, возбуждение тормозимое, т. е. подлежащее исключению на время осуществления очередного механизма, и возбуждение тормозящее, т. е. являющееся вместе с тем источником работы в том же механизме. Торможение является здесь вполне отчетливо модификацией и результатом столкновения возбуждений в общем пути. Очевидно, мы имеем здесь перед собою торможение, по Введенскому, в прямом применении его к делу координации.

Возникает вопрос, чем же определяется преобладание в общем пути из всех возможных в нем механизмов одного того, который сейчас фактически в нем протекает. Ведь совершенно очевидно, что для осуществления этого определенного механизма из всех прочих возможных, нужно, чтобы соответствующие центры располагали какими-то преимущественными условиями, дабы иметь возможность выступить первыми, успеть затормозить прочие и затем некоторое время поддерживать это торможение в видах устранения других механизмов.

Затруднения нет, когда дело идет об искусственном опыте, и мы имеем возможность вызывать рефлексы в общем пути раздражением отдельных нервных веточек. Когда, например, в той или иной конечности мы прикладываем электроды к определенной нервной ветви, в общем пути вызывается достаточно точно предвидимое нами рефлекторное движение, т. е. механизм с хорошо предвидимым вектором, и это происходит просто потому, что раздражаемый нерв несет импульсы к ближайшим центральным клеткам, и тогда этим последним принадлежат преимущества инициативы движения, первого вступления в работу, тогда как прочие или не успевают вступить в реакцию или с самого начала вступления в реакцию уже испытывают встречные тормозящие влияния с центров, вступивших в работу первыми.

Понять условия преобладания определенного механизма и соответствующих центров труднее, когда дело идет о естественной деятельности нервной системы, а в нервных путях почти непрерывно проносятся импульсы из разнообразных центральных источников и периферических приборов. Как в этих условиях при всем многообразии импульсов, притекающих в общий путь, может получаться и поддерживаться более или менее продолжительно устойчивое преобладание одного определенного механизма из всех прочих возможных? Понять это преобладание возможно при условии, что посредством предыдущей подготовки

в определенной центральной группе общего пути успевает сложиться стационарное возбуждение, которое обеспечивает на месте повышенную отзывчивость (снижение порогов возбудимости) в отношении текущих импульсов, длительно поддерживается на месте этими импульсами и, достигнув достаточной величины, способно по поводу этих же импульсов давать облегченные и ускоренные разряды возбуждения в эффекторы соответствующего механизма. Такая односторонняя наклонность реагировать однообразно механизмом сгибания или механизмом почесывания в ответ на разнообразные раздражения может быть легко вызвана в общем пути конечности, если незадолго перед этим была создана предварительная подготовка центров сгибания более или менее продолжительным, хотя и не сильным, раздражением кожного нерва в рецептивном поле сгибательного рефлекса, или если в начале опыта был приложен слабый раствор стрихнина узко местно к дорсальной поверхности спинного мозга тех сегментов, которые связаны с рецептивным полем чесательного рефлекса. Точно так же, если предварительным местным электрическим раздражением или местным приложением стрихнина образовать в коре полушарий фокус повышенной возбудимости и реактивности в участке сгибания правой передней конечности, то потом в течение некоторого времени животное будет обнаруживать наклонность реагировать сгибанием правой передней конечности на разнообразные раздражения, в том числе даже на такие, казалось бы, не идущие к делу, как приложение индукционных токов к тому участку двигательного поля коры, с которого должна получаться экстензия реагирующей конечности (В в е д е н с к и й), или как звонок, служивший до этого в качестве условного раздражителя для пищевой реакции (Ф у р с и к о в). Любой механизм, способный сложиться или выработаться вновь в общих путях, может быть превращен в монотонно и назойливо повторяющуюся реакцию, если мы сумеем длительно поддерживать в центрах соответствующий фокус стационарного возбуждения и повышенной реактивности. И, как всегда, механизм будет складываться и обеспечиваться при своих повторениях сопряженными торможениями всех тех движений и реакций, которые нарушали бы его в общих путях. Сопряженные торможения обнаружить будет тем легче, чем в более тесных границах возьмем мы общий путь, в котором складывается назойливо навязывающаяся реакция. Когда дело идет об упомянутых выше случаях назойливой реакции сгибания конечности вместо ожидаемого разгибания, мы имеем совершенно явные торможения механизма разгибания по поводу того, что центральные пути конечности в данный момент оказывают к сгибанию «преимущественное предрасположение» (to be dominantly disposed, как выразился Ш е р р и н г т о н в 1912 г.). В других случаях, когда конкурирующие реакции кажутся нам по своему центральному субстрату разобщенными более значительно и не так легко уловить их общий путь, где бы происходила их коллизия, сопряженное торможение раскрывается по своему содержанию лишь специальным исследованием. Например, когда пищевая реакция осложняется или замещается доминирующей в текущий момент деятельностью конечности, перед нами глубоко интересная проблема, как осложнение одной реакции другою превращается в замещение ими друг друга. Специальное сталкивание во времени реакций пищеварительного тракта с кортикальными реакциями в конечностях (У х т о м с к и й, 1904, 1910, 1911) выявило с достаточной отчетливостью сопряженное торможение реакций скелетной мускулатуры по поводу подготовленных реакций пищеварительного аппарата с пуском в ход этих подготовительных реакций как раз теми импульсами, которые должны были бы дать реакции в скелетных мышцах. Вот эта радикальная перестановка в путях и в направлении фактической стимуляции и фактического

складывания механизмов, в зависимости от заранее подготовленного фокуса повышенной реактивности в центрах, и дала повод отметить принцип доминанты, как особый аппарат координации в нервной системе. Дело идет о возможности перестраивания реакций и о возможности предвидеть их направление а) по заранее подготовленному фокусу повышенной реактивности в центрах и б) по сопряженным с данным фокусом торможениям. В этих более сложных случаях, когда сталкивающиеся реакции кажутся значительно разобщенными по субстрату, само содержание сопряженного торможения может служить наводящим указанием того, где надо искать их общий путь. Для столкновения и конкуренции глотательных рефлексов с кортикальными локомоторными реакциями я должен был допустить общий путь в высших уровнях — кортикальных или субкортикальных — на том основании, что торможение локомоции во время глотания не сопряжено с непременным выпадом местных спинальных и тонических рефлексов в конечностях. Будучи в значительной степени заторможены для кортикального управления, местные рефлексы в конечностях во время частого глотания оказываются незаторможенными. Значит, конкуренция глотательных и локомоторных иннерваций складывается выше уровня спинальных и, вероятно, позно-тонических рефлексов в конечностях. Там же и действующий в данном случае общий путь с сопряженными торможениями.

ЛЕКЦИЯ XXVII

НЕКОТОРЫЕ ПРИНЦИПЫ КООРДИНАЦИИ

(Окончание)

Принцип доминанты. На протяжении всех наших бесед о нервных центрах мы видели, что общий путь, как аппарат координации, присутствует во всех центральных этажах. Значит, во всех центральных этажах следует ожидать и распределений во времени возбуждения и торможения в сотрудничающих путях. Когда дело идет об общих путях в высших центральных этажах, в коре, в результате их деятельности мы будем получать уж не более или менее координированную работу отдельных органов, но координированное «поведение организма в его среде». В наиболее широкой перспективе встанет проблема о том, *как создается и обеспечивается устойчивый вектор поведения животного при всем разнообразии конкретной среды, через которую приходится держать путь, и как складывается сопряженное торможение сторонних рефлекторных позывов, обеспечивающее определенность и устойчивость поведения?* Общим путем, за обладание которым сталкиваются между собою в коре разнообразные импульсы, может становиться тогда мозговой ствол в целом. Именно для кортикальных иннерваций предвидел Шеррингтон еще в 1906 г. в качестве общего случая, что «сам промежуточный путь в сером веществе мозга становится общим путем и, следовательно, механизмом аккомодации».

Принцип доминанты подчеркивает в ходе развития центральных реакций и их координации значение следующих моментов в отдельности: а) накапливающаяся длительная активность центров на месте, способная служить источником волн возбуждения под действием дополнительных импульсов; б) факторы подготовки возбуждения в центрах и факторы его осуществления для эффекторов; в) разряд, под действием дополнительных раздражений, подготовлявшегося до этого возбуждения в виде импульсов

в общий путь, осуществляющих в последнем определенный механизм при сопряженном торможении прочих возможных движений.

Для завершения этого отдела разберем несколько конкретных примеров, в которых более или менее отчетливо видим черты доминанты, ее значение в качестве средства координации и ее возможное практическое значение в поведении. Всякий инструмент может получить и полезное применение к делу в умелых руках и более или менее бесполезное, а то и опасное употребление при неопытности!

Центральная нервная система с ее высшими задачами, с одной стороны, и, с другой стороны, вегетативная нервная система с обслуживанием аппаратов обмена веществ и пищеварения — еще очень недавно они представлялись настолько различными по субстрату и по принципам иннервации, что теоретиками ставилась под сомнение самая возможность быстрой переброски влияний из одной из них на другую. Практически мы знаем, однако, что постепенно подготовляющаяся активность нервных аппаратов кишечника перед приближением дефекации решительным образом снимает с очереди текущие задачи коры головного мозга, тогда как попытки намеренно задержать процесс в кишечнике нередко ведут лишь к стимуляции его. Очень выразительное временное доминирование вегетативного процесса над кортикальным!

Вот еще пример совершенно из другой области, на этот раз из области высшей нервной деятельности. Макака, получившая в руки зеркало, ведет себя в высшей степени замечательно. Забравшись в более или менее укромный угол, она способна часами высиживать, детально рассматривая свое изображение, изредка двигая то головой, то зеркалом, и увлекается при этом так, что забывает про еду и питье, не реагирует на текущие раздражители или реагирует лишь короткими защитными рефлексами на раздражители, которые без зеркала привлекали бы ее оживленное внимание. Та же макака, оправившись после удаления у нее затылочных, т. е. зрительных долей коры, относится к зеркалу совсем по-иному. Получив в руки зеркало, она сначала не знает, что с ним делать, а затем догадывается использовать его вместо доски для сидения. Разрешив вопрос о зеркале таким узко утилитарным образом, макака успокаивается и переходит к очередным делам.

Вот картина из дорожных наблюдений в вагоне. В московском поезде, направляющемся в Ленинград, поутру, проехав Вишеру, просыпается молодая дама и, достав из сумочки зеркальце, на протяжении десятков километров детально изучает свое изображение с сосредоточенностью, которая не дает ей заметить, что делается вокруг нее в купе, так что остаются незамеченными и официант, приносящий кофе, и кондуктор с квитанциями, на отсутствие которых пассажирка жалуется уже в виду Ленинграда. Возможно, что такая доминанта, свидетельствующая во всяком случае о высоком развитии зрительных анализаторов в коре полушарий, легко превращается в занятие уже не вполне производительное, хотя и уместное для дамы, желающий быть приятной во всех отношениях.

Вот и еще примеры доминант. Все мы с детства помним трагический конец Архимеда. Поглощенный своими вычислениями для механизмов, защищающих его город от римского нашествия, он совершенно оторвался от ближайшей к нему действительности, отдаваясь проектируемой действительности будущего. Чертежи и проекты, которыми занят был он на своем дворе, сосредоточивали на себе весь его ум и всю его наблюдательность. Сиракузы пали, на двор стали забегать римские солдаты, а Архимед не пытался спастись и хлопотал только о том, чтобы не портили его чертежей. Римляне его убили. Мощная установка исследователя поглощала великого физика, когда римские войска брали его город.

Вот, наконец, и еще пример доминанты в ее непроизвольности и ведущей настойчивости для сознания. В юношеском произведении Л. Н. Толстого «Казаки» молодой офицер подъезжает на ямских лошадях по степи впервые к Кавказской линии. Среди дорожных разговоров ямщик неожиданно указывает вдаль на синеющую гряду не то дальних облаков, не то гор и говорит: «а вон и горы». Пассажир весь впивается в давно жданную линию и затем, в течение всего этого дня медленного приближения к Кавказу, о чем бы ни говорилось у них с ямщиком, внимание возвращалось все опять и опять к одному: «Ну, а как же горы?»... «Где же горы?»

Во всей своей типичной односторонности для каждого отдельного участка жизни доминанта является органом, формирующим и исследователя и художника, шаг за шагом приближающим их к непрестанно обновляющемуся, все более детальному, все более разностороннему и дальновидному распознанию действительности, дальновидному, может быть, не лично для самого Архимеда, а для будущих людей.

Все те конкретные примеры доминантных установок более высокого порядка, которые протекают с участием коры полушарий, сопровождаются вместе с тем почти всегда и эмотивными реакциями. Спрашивается, не опорачивает ли это обстоятельство доминанту в принципе с точки зрения той педагогики, которая хотела бы воспитывать человеческое поведение как можно далее от мотивов, окрашенных эмотивными волнениями? Страсть и эмотивное волнение не являются ли по преимуществу препятствиями в деле холодного рассуждения и беспристрастно-логического распознавания правды? Вопросы эти велики и глубоки настолько, что мимоходом о них говорить не приходится. Здесь нам, как физиологам, можно и нужно обратить внимание лишь на следующие факты. Большое число из тех великих творцов в науке, биографии которых нам известны, оказываются глубоко, а подчас даже бурно эмотивными людьми. Достаточно вспомнить наших Ломоносова, Лобачевского, Менделеева и Сеченова, с другой стороны, иностранцев — Гумбольдта, Фарадея, Гаусса, Либиха и Людвига. Люди большой дисциплины держат себя в крепких вожжах, так что для стороннего наблюдателя поведение представляется высоко выдержанным и ровным. Но более внимательное изучение материалов дает видеть скрытую работу горячих эмотивных влечений, стимулировавших поиски этих пионеров научной мысли. Такие «классики» спокойно развивающегося натуралистического мышления, как Роберт Майер, Гельмгольц или Вант-Гофф, отличались от прочих не родовым образом, а лишь степенью дисциплинированной выдержки текущей работы.

Что касается художников и музыкантов, то нам хорошо известна исключительная эмотивная впечатлительность и отзывчивость великих представителей литературы и искусства, дающие им возможности почти адэкватного отражения того, чем живы и чего ищут их современники и читатели. Принципиально возражать против того, что эмотивные волнения и мотивы могут иметь полезное значение в науке и литературе, начинают там, где думают, что человеческая мысль должна иметь и имеет внутри себя свое самообеспечение, так что лишь бы сохранять безукоризненную формальную последовательность и непоколебимое внутреннее согласие с самим собою, — и критерий истины обеспечен. Но там, где знают, что критерий правильности нашего пути дается лишь проверкой на практике, самообеспечение мысли внутри себя и холодное согласие с самим собою теряют свое обаяние. И тогда с большим интересом отмечаем мы такие практически важные факты, что пережитые и переживаемые нами эмоции помогали и помогают точно запомнить и запечатлеть до деталей среду, в которой протекала в то время жизнь. В порядке само-

наблюдения мы замечаем, что пройденная жизнь вспоминается нам по этапам от одного более яркого пятна до другого, причем эти более ярко закрепившиеся в нашей памяти пятна связаны с радостями, горями, приподнятыми интересами, успехами и несчастиями прошлого. Физиологически это значит, что наиболее детально, отчетливо и прочно отпечатлено и закрепилось в наших центрах в особенности то, что пережито с эмоциями радости, горя, интереса, гнева и т. п. А это все те моменты, которые были связаны с работою инкретов и с их влиянием на лабильность нервных приборов. Итак, в периоды повышенной лабильности нервные элементы не только реагируют более быстро и способны воспроизводить приходящие к ним ритмы раздражения более точно, но они и отражают при этом содержание текущей среды более адэкватно и воспроизводят запечатленные следы отраженных в прошлом деталей среды более прочно.

Что касается собственно педагогического дела, то практически важно следующее: весело и с живым интересом воспринимаемый урок дает запомнить очень прочно и подчас до замечательных деталей на всю жизнь те факты и мысли, которые составляли его содержание. Скучно и тускло протекающий урок обыкновенно запоминается очень отвлеченно и не вспоминается потом в отдельности. Лишь очень большой и не чрезвычайно разумный педантизм мог бы требовать изгнания эмоций и их влияния из педагогического процесса, из научного искания, из боевой операции в то время, как они в умелых руках оказывают практическую помощь во всех этих делах.

ВЫСШИЕ РЕЦЕПТОРЫ

ЛЕКЦИЯ XXVIII[1]

ГЛАЗ И ЕГО АККОМОДАЦИЯ

Церебрум, как головной и главный ганглий рецепторов на расстоянии, неразрывно связан с деятельностью этих последних. Развившись, как орган, способный рождать рефлекторные реакции более или менее задолго до непосредственного соприкосновения организма с источниками раздражения, руководясь при этом еще отдаленными влияниями источников раздражения через физические среды, кора имеет вместе с тем в своем распоряжении мощные аппараты торможения и регуляции локомоторной деятельности прочих сегментов тела. Животное, лишенное коры полушарий — «таламическое животное», — способно к чрезвычайно бурной локомоции, так как у него есть таламус, как сензорный коллектор, а в распоряжении таламуса есть стриатум, великий древний ганглий экстрапирамидальной двигательной системы. Эти две субкортикальные системы достаточно мощны, чтобы настоять на своем при всех столкновениях со спинальными рефлексами; поэтому поведение таламического животного производит впечатление совершенной слаженности и нормальной координации. Однако неудержимая, слепая в своей стремительности локомоция такого животного показывает, что здесь нехватает ограничивающего влияния коры; таламическое животное — в точном смысле — уже не есть з о о л о г и ч е с к о е с у щ е с т в о, а ф и з и о л о г и ч е с к и й п р е п а р а т. Таким образом, системы спинальных рефлексов могут затормаживаться и направляться системой подкорковых ганглиозных ядер; эта последняя способна обеспечивать бурную локомоцию; в нормальном же организме она ограничивается, подтормаживается и направляется кортикальными рефлексами, которые опираются на деятельность высших рецепторов — зрения и слуха. Кора большого мозга с ее рецепторами на расстоянии является аппаратом предупредительной рецепции и предупредительных рефлекторных влияний по отношению к контактным рецепторам и местным рефлекторным приборам прочих сегментов тела. Именно в головных ганглиях и в коре решается дело, пойдет ли животное по полученному сигналу с расстояния на сближение с источником раздражения до контактного соприкосновения с ним, или, напротив, уловленный сигнал с расстояния послужит стимулом к уклонению организма от контакта с раздражителем.

О п т и ч е с к и е р е ц е п т о р ы. В 1589 г. Д е л л а - П о р т а изобрел камеру-обскуру и тотчас уловил аналогию этого прибора с глазом. Этим была поставлена на очередь задача изучения глаза с точки зрения его диоптрики, т. е. законов прохождения световых лучей через различные преломляющие среды.

[1] Лекции XXVIII—XLI представляют экстракт курса, читанного дополнительно для специалистов.

В 1602 г. астроном и геометр Кеплер дал основы геометрической диоптрики глаза.

В 1609 г. Шейнер фактически на бычьем глазе и на глазе человеческого трупа показал, что законы геометрической диоптрики в самом деле применимы к глазному яблоку вплоть до получения на дне его (на сетчатке) обратного изображения.

За малым временем, которое имеется в нашем распоряжении, я не буду подробно излагать геометрическое построение изображения в глазе. Вы возобновите его в своей памяти по любому учебнику физики. Здесь нам важно изложить принципы.

Геометрическая диоптрика дает возможность предсказать судьбу световых лучей после их преломления в светопреломляющих физических средах, когда известны: 1) преломляющие силы сред и 2) кривизны поверхностей раздела между преломляющими средами. Для того чтобы найти по ту сторону преломляющей системы положение точки изображения для заданной объектной точки, необходимо и достаточно иметь под руками так наз. ориентирующие лучи, т. е. такие два луча из пучка лучей, исходящих от объектной точки, судьба которых после преломления известна, а стало быть, известно и положение точки пересечения их после преломления. Этакими ориентирующими лучами в наиболее простом случае могут быть: а) луч, перпендикулярный к преломляющей поверхности, и б) луч, параллельный к оптической оси, т. е. к оси, проходящей через центр и фокус преломляющей поверхности. Первый из этих лучей пройдет без преломления через центр кривизны преломляющей поверхности, второй после преломления пройдет через фокус. Значит, точка пересечения лучей после преломления известна; она и будет местом изображения.

Таким простым построением нельзя ограничиться, когда дело идет не об одной преломляющей поверхности раздела между средами, но о целой преломляющей системе из нескольких преломляющих сред с поверхностями раздела между ними. При условии, что такая сложная система преломления достаточно хорошо центрирована, т. е. фокусы и центры кривизны отдельных участников системы лежат на одной прямой, можно пользоваться для построения изображения новыми двумя лучами из пучка лучей, расходящихся из объектной точки. Это будут ориентирующие лучи: а) луч, параллельный оптической оси, т. е. оси центрирования, и б) луч, проходящий через передний фокус системы. Такое построение будет называться построением по «главным плоскостям» Гаусса и крайним фокусам системы. В этом случае точка изображения находится как точка пересечения двух названных ориентирующих лучей после их преломления, ход же их после преломления предопределяется тем, что первый из названных лучей, проходя параллельно оси центрирования (оптической оси) до задней главной плоскости, направляется затем через задний крайний фокус, тогда как второй ориентирующий луч, пройдя через передний фокус до передней главной плоскости, направляется далее параллельно оптической оси. Точка пересечения двух этих лучей дает место изображения.

Главные плоскости, о которых мы только что говорили, были введены Гауссом в 1838—1841 гг. с тем, чтобы упростить задачу построения изображения в сложной диоптрической системе, состоящей из многих преломляющих сред. Оказалось, что для каждой такой системы, независимо от степени ее сложности, при одном лишь условии, что она центрирована, существуют два замечательные геометрические места точек, связанные с первым и последним фокусом системы так, что любой луч, исходящий из первого фокуса F_1 и вошедший в систему через первое

*

геометрическое место H_1, ведет себя вплоть до второго геометрического места H_2 так, как если бы он в этом промежутке H_1H_2 не терпел более никаких преломлений, но, достигнув второго геометрического места H_2 на том же расстоянии от оптической оси, на котором вошел в систему, направился затем к последнему фокусу F_2. Только что отмеченные геометрические места, между которыми луч ведет себя так, как будто бы он здесь совсем более не преломлялся внутри системы, и были названы «главными плоскостями» сложной диоптрической системы. На чертеже (рис. 33) они представлены в проекции пунктирами H_1 и H_2. Само собою разумеется, что световые лучи в сложной преломляющей системе испытывают очень сложные преломления. Но важно практически отмеченное Гауссом обстоятельство, что как бы разнообразна ни была конкретная судьба луча в сложной диоптрической системе, если только последняя центрирована, луч, направляющийся на последний фокус, выйдет из главной плоскости H_2 как раз на таком же расстоянии от оптической оси, на каком соответствующий ему входящий луч из F_1 вошел в систему через главную плоскость H_1. Главные плоскости дают возможность считаться только с начальным и конечным состоянием проходящего луча.

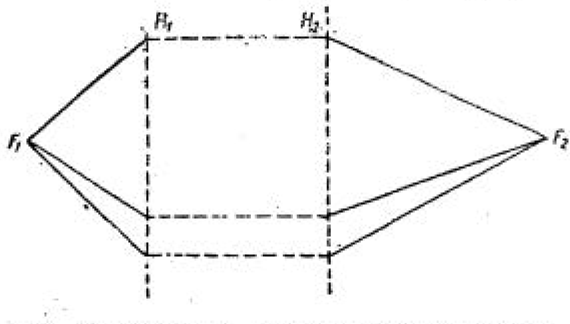


Рис. 33. Фокусы и главные плоскости центрированной диоптрической системы.

Строгая приложимость этого прекрасного метода к глазу зависит оттого, насколько глаз действительно центрирован и, в зависимости от этого, насколько можно установить в нем точное положение главных плоскостей. Реальные глаза всегда представляют различные степени уклонения от точной центрированности, во-первых, в индивидуальном порядке и, во-вторых, в зависимости от более или менее активного состояния цилиарной мышцы, влияющей на форму хрусталика и одновременно несколько перемещающей его внутри глаза в противовес силе тяжести. Активный глаз в моменты аккомодации для видения близких предметов несколько более центрирован, чем глаз покоящийся, ибо устанавливает хрусталик несколько выше того, чем он ложится в поле силы тяжести при покое цилиарной мышцы. Но и кроме того ось приблизительного центрирования («оптическая ось») в глазе не совпадает с осью физиологически наилучшего видения («зрительною осью»), т. е. прямой, соединяющей центр зрачка с «желтым пятном сетчатки», — направлением наиболее ясного светового восприятия при дневном освещении. Фактически человек в порядке инстинкта стремится поддерживать свое дневное зрение, подставляя под приходящие лучи именно желтое пятно, так что, когда мы конвергируем глаза на каком-нибудь предмете, то сводим на этом предмете именно зрительные оси. Сейчас мы видим, что зрительные оси, оси наилучшего видения, не совпадают с тем направлением, которое можно было бы принять с приближениями за оси центрирования, или оптическую ось. Эта последняя направляется из центра зрачка медиальнее и выше, чем зрительная ось, причем горизонтальный угол между осями достигает значительной величины от 4 до 7°, вертикальный же угол колеблется между 2—3°. Значит, строгое построение изображения в реальном глазе требовало бы значительных отклонений от приема построений по главным плоскостям.

В обыденной практике лаборатории и клиники можно, однако, исходить из типического, статистического среднего глаза с допущением, что он представляет собою достаточно центрированную диоптрическую систему, удовлетворяющую практически требованиям для упрощений, по Г а у с с у. Тогда поднимется вопрос, где расположены в таком типичном глазе необходимые для диоптрических построений точки F_1, h_1, h_2 и F_n (разумея под h_1 и h_2 точки пересечения главных плоскостей с оптической осью).

Практически удобно и важно знать, к каким анатомическим областям в глазе приурочиваются названные точки, дабы затем предвидеть, согласно схеме, ход световых лучей.

Тщательнейшие исследования М о з е р а (1844) и Л и с т и н г а (1847) привели к убеждению, что главные плоскости и точки их пересечения с оптической осью глаза h_1 и h_2 приурочиваются к некоторой области в промежутке между роговицей и передней поверхностью хрусталика. Они отстоят от вершины роговицы приблизительно на $-1{,}75$ мм и $-2{,}12$ мм, причем мы берем эти величины с отрицательным знаком, чтобы показать, что расстояния от вершины роговицы взяты внутрь глаза. Что касается первого и последнего фокуса F_1 и F_n (так наз. «главных фокусов» диоптрической системы глаза), то они расположены от вершины роговицы в типическом глазе на $+13{,}75$ мм и $-22{,}83$ мм. Мы сталкиваемся здесь с важным затруднением: передний главный фокус глаза не может быть приурочен к анатомически постоянной области глаза, ибо он вынесен во внешнюю среду. Как обойти это затруднение?

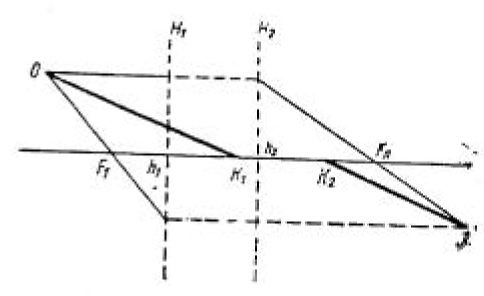


Рис. 34. Главные плоскости и кардинальные точки центрированной диоптрической системы.

Два названные германские окулиста предложили воспользоваться следующим указанием Г а у с с а для центрированной диоптрической системы: если от переднего фокуса отложить внутрь системы заднее фокусное расстояние, а от заднего фокуса внутрь же системы отложить переднее фокусное расстояние, мы получаем две новые замечательные точки K_1 и K_2, характеризующиеся тем, что луч от объектной точки до передней точки K_1 и луч от точки изображения до задней точки K_2 всегда параллельны между собою. Эти две замечательные точки Г а у с с предложил называть «узловыми точками диоптрической системы». На приложенном чертеже (рис. 34) мы узнаем две главные плоскости H_1 и H_2 с соответствующими точками пересечения их с осью центрирования h_1 и h_2. Если переднее фокусное расстояние $F_1\,h_1$ перенести от фокуса F_n внутрь системы, то получим точку K_2. Если заднее фокусное расстояние $F_n\,h_2$ перенести от фокуса F_1 также внутрь системы, получим точку K_1. Эти две точки K_1 и K_2, «узловые точки системы», обладают тем свойством, что луч из произвольной объектной точки O до K_1 и луч из K_2 до точки изображения I будут всегда параллельны между собою. Эти лучи начерчены жирно. Теперь открывается возможность нового построения изображения по следующим трем данным: 1) задней главной плоскости, 2) заднему фокусному расстоянию и 3) узловым точкам. При этом ориентирующими лучами будут: а) луч из объектной точки, параллельный оптической оси, и б) луч от объектной точки до передней узловой точки.

В типическом глазе задняя главная плоскость H_2 лежит от вершины роговицы приблизительно на —2,12 мм. Задний главный фокус на — 22,83 мм. Передняя узловая точка K_1 на — 6,96 мм и задняя узловая точка K_2 на — 7,33 мм. Все нужные для схематического построения точки приурочены достаточно точно к анатомически определенным местам, и мы можем удобно пользоваться этими последними для ориентировки чертежа.

Как характеризовать количественно преломляющую силу диоптрической системы глаза?

Чем сильнее преломляющая система, тем ближе ее фокус к соответствующей главной плоскости, т. е. тем менее фокусное расстояние системы. Значит, диоптрическая сила (n) системы и величина ее фокусного расстояния F между собою обратно пропорциональны:

$$n = \frac{1}{F}.$$

За единицу преломляющей силы берут преломляющую деятельность линзы с фокусным расстоянием в 1 м:

$$d = \frac{1}{[\text{metr}]} = 1 \text{ диоптрия.}$$

Таким образом, система с фокусным расстоянием в $^1/_2$ метра будет иметь преломляющую силу в 2 диоптрии. Система с фокусным расстоянием в $^1/_3$ метра будет иметь преломляющую силу

$$n = \frac{1}{^1/_3} = 3 \text{ диоптрии.}$$

Чтобы выразить силу системы в диоптриях, надлежит взять ее фокусное расстояние в долях метра и разделить единицу на него.

В покоящемся человеческом глазе мы имеем фокусное расстояние приблизительно в 15,87 мм. Стало быть, преломляющая сила его $n = \frac{1}{0{,}01587} = 63$ диоптрии.

При жизни глаз изменяет свою преломляющую силу в порядке аккомодации, т. е. приспособления к рассматриванию предметов на расстоянии. Замечательно, что глаз по своим анатомическим данным приспособлен к рецепции именно на больших расстояниях и в нормальных условиях выполняет это отправление без всякого дополнительного усилия со стороны своей мускулатуры, т. е. в состояниях «статической рефракции», или физиологического покоя. Когда приходится перейти к рассматриванию близких и ближайших предметов, требуется активное вмешательство внутриглазных мышц, т. е. «динамической рефракции». В порядке аккомодации человек может изменять диоптрическую силу глаза в зависимости от большей или меньшей способности хрусталика поддаваться деформации под действием аккомодационной (цилиарной) мышцы глаза. В юности преломляющая сила глаза может изменяться в пределах 10—14 диоптрий, в более зрелом возрасте — в пределах 3—5 диоптрий, наконец, в старости — в пределах менее 1 диоптрии. По мере затвердевания хрусталика падает возможность аккомодации.

Камера-обскура, с которою с конца шестнадцатого столетия аналогируется глаз, научает нас тому, как надо поступить для получения точного изображения на ее задней поверхности, соответствующей сетчатке. Полезно, прежде всего, при прочих равных условиях, сократить «круги рассеяния» световых лучей на задней стенке камеры, получающиеся вместо

точечного изображения объектной точки всякий раз, как задняя стенка будет оказываться не в фокусе преломляющей системы. Достигнуть сокращения кругов рассеяния можно очень просто, изменив отверстие, через которое пучок световых лучей поступает в камеру. Что зрение становится более отчетливым при рассматривании через маленькое отверстие, это знал практически Киевский богатырь, когда высматривал в кулак половецких наездников в степи. В фотографической камере сужению входного отверстия для света служит диафрагма. В глазе такою диафрагмою служит *iris*, радужная оболочка с ее сложной мышцей, частью циркулярного направления (*sphincter pupillae*), частью радиального направления (*dilatator pupillae*). Мышца глазной диафрагмы, как и аккомодационная мышца внутри глаза (*m. ciliaris*), получает свою иннервацию из центральной нервной системы через посредство симпатических ганглиев в следующем порядке:

n. oculomotorius → *g. ciliare* → { *m. sphincter pupillae*, *m. ciliaris* }

(сужение зрачка и аккомодация)

I—II грудной сегмент спинного мозга («центр Будге») → *g. suprem. sympatici* → *m. dilatator pupillae*

(расширение зрачка)

Помимо диафрагмы в камере-обскуре мы добиваемся точного воспроизведения образов на задней стенке: а) передвижениями этой последней относительно диоптрической системы постоянной силы или же б) при постоянном расстоянии между задней стенкой и диоптрической системой — изменениями преломляющей силы в этой последней. В животном царстве мы имеем и тот и другой путь аккомодации. У высших рыб и амфибий аккомодация достигается придвиганием и отодвиганием диоптрической системы в сетчатке. Что касается человека и млекопитающих, то еще в 1636 г. Декарт пришел к той мысли, что аккомодация достигается здесь изменениями формы хрусталика. Эта мысль подтверждена экспериментально Максом Лангенбеком и Гельмгольцем в XIX столетии. Что именно хрусталик и изменения его формы играют главную роль в аккомодации, доказывается тем, что: 1) лишенный хрусталика глаз не аккомодирует; 2) когда атропином парализуется цилиарная мышца, глаз устанавливается на зрение вдаль, остается в состоянии статической рефракции и не аккомодирует, пока длится отравление; 3) если наблюдать сбоку отраженные образы от кривых поверхностей неподвижного глаза, то в моменты аккомодации видно, что наиболее наружный прямой образ, отраженный от роговицы, остается совершенно неизменным, следующий за ним прямой же образ, отраженный от передней поверхности хрусталика, сдвигается вперед, ближе к роговице глаза и в то же время уменьшается; наконец, наиболее глубинный обратный образ, отраженный от задней поверхности хрусталика, остается почти на месте и уменьшается. Это значит, что в момент аккомодации происходит подвижка хрусталика, который увеличивает кривизну своих кривых поверхностей и одновременно сдвигается передней поверхностью вперед, так что расстояние от темени роговицы до темени хрусталика убывает, задняя же поверхность хрусталика остается почти на том же месте, ибо за нею следует твердое стекловидное тело (*corpus vitreum*) и податься назад хрусталик, вероятно, не может.

В общем это аккомодационное изменение в хрусталике со времен Гельмгольца понимается, как пассивное изменение формы упругого тела под влиянием деформирующего воздействия со стороны прозрачного соединительно-тканного мешка *ligamentum suspensorium lentis*, в котором хрусталик заключен. Сам по себе в силу упругости своего субстрата хрусталик стремится принять форму двояковыпуклой линзы очень большой кривизны и, будучи вынут из глаза, принимает почти шаровидную форму. По мере возбуждения цилиарной мышцы, как кольцеобразного сфинктера, уменьшается растягивание того мешка, в котором находится хрусталик; хрусталик в меньшей степени испытывает на себе деформирующее (уплощающее) влияние названного мешка и более или менее приближается к той большой кривизне, которая ему свойственна в свободном состоянии. Иными словами, при зрении вдаль и при отсутствии возбуждения в аппарате аккомодации хрусталик испытывает на себе стационарное деформирующее влияние со стороны мешка *suspensorium lentis*. Это стационарное деформирующее влияние выражается в уплощении тела хрусталика. Когда при возбуждении и сокращении аккомодационной мышцы просвет ее кольца уменьшается, мешок ослабляет тягу и давление на хрусталик, и тогда этот последний увеличивает свою кривизну в порядке возвращения упругого тела к форме равновесия.

Современные средства измерения обнаруживают, что задняя поверхность хрусталика при аккомодации изменяет не только кривизну, но и место относительно роговицы (Карпо, 1938). И есть указания на то, что хрусталик в физиологических условиях может реагировать сокращениями и растяжениями своего вещества наподобие гладких мышечных волокон (Гиллессен, 1938).

Спрашивается, каковы те конструктивные условия в глазе, которыми определяется необходимость прибегать к динамической рефракции? До сих пор мы говорили об оптической оси глаза, или оси центрирования, затем о зрительной оси, или оси наилучшего видения. Теперь нам придется говорить о «глазной оси». Это—понятие, касающееся анатомической размерности глазного яблока (дело идет о расстоянии от задней главной точки до светочувствительного слоя сетчатки).

Мы можем иметь три статистически-типичных случая, предвидимых теорией.

Во-первых, возможна комбинация, при которой диоптрическая сила точно соответствует длине глазной оси. Это значит, что фокус диоптрического аппарата в условиях статической рефракции (покоя) находится на светочувствительном слое сетчатки, глаз установлен на рассматривание предметов в параллельных лучах, т. е. на неопределенно больших расстояниях. Это так наз. эмметропический (т. е. анатомо-физиологически «соразмерный») глаз. Точка наиболее дальнего видения R (*punctum remotum*) отнесена в бесконечность.

Точка P, т. е. ближайшая точка, могущая быть приведенной в фокус силами аккомодации, или динамической рефракции (*punctum proximum*), находится перед глазом на конечном расстоянии. Глаз располагает громадным районом рецепции на расстоянии от ∞ до P и значительным районом аккомодации на близких расстояниях.

Во-вторых, возможна комбинация, при которой диоптрическая сила не соответствует глазной оси так, что фокус преломляющего аппарата лежит внутри глаза, не доходя до светочувствительного слоя сетчатки. Тут возможны два случая: либо 1) при нормальной преломляющей силе глазная ось слишком длинна, либо 2) при нормальной глазной оси преломляющая сила чрезмерна. В этих условиях точка отчетливого дальнего видения R придвигается к глазу на некоторое конечное расстояние; доступ-

ное зрению в условиях статической рефракции поле оказывается в пределах конечных и, нередко, небольших расстояний, а точка P, требующая максимальной аккомодации, близко придвинута к глазу. Это миопический, или «близорукий», глаз. Доступное ему поле зрения относительно узко, зато глаз очень удобен для рассматривания близлежащих и мелких предметов, потребность аккомодации сокращена.

В-третьих, возможна комбинация, при которой диоптрическая сила не соответствует глазной оси так, что фокус преломляющего аппарата лежит вне глаза, по ту сторону светочувствительного слоя сетчатки. Тут возможны также два случая: либо 1) при нормальной преломляющей силе глазная ось слишком коротка, либо 2) при нормальной глазной оси преломляющая сила недостаточна. В этих условиях точка отчетливого дальнего видения оказывается мнимою, ибо объектные лучи, соответствующие при покое глаза сходящимся на сетчатке преломленным лучам, оказываются расходящимися вперед от глаза, т. е. пересекающимися сзади глаза. Точка P, т. е. предел ясного видения в порядке аккомодации, оказывается для этой комбинации далеко вынесенной вперед, и вся область ясного видения оказывается доступною не иначе, как в порядке динамической рефракции. Это так наз. гиперметропический, или «дальнозоркий», глаз.

Нетрудно понять, что спрос на работу аккомодационного аппарата наименьший у близорукого, наибольший у дальнозоркого. В связи с этим опытный анатом может определить на трупе характер уклонения умершего от эмметропии по степени развития цилиарной мышцы. Она почти атрофирована у пожилого близорукого, но гипертрофирована у пожилого дальнозоркого.

Очевидно также, что коррекция зрения должна достигаться такими дополнительными линзами, которые компенсировали бы чрезмерную диоптрическую силу близорукого глаза рассеиванием, а недостающую диоптрическую силу дальнозоркого глаза — добавочным конвергированием лучей. В первом случае нужна вогнутая (конкавная) линза, во втором случае — выпуклая (конвексная) линза. Степень миопии и гиперметропии может быть удобно определена в диоптриях коррегирующей линзы.

Можно также в диоптриях определить преломляющую силу глаза при его статической и максимальной динамической рефракции, и тогда откроется возможность характеризовать в диоптриях же область аккомодации, т. е. доступную в данный момент данному глазу степень приспособляемости преломляющего аппарата от R до P.

Привожу ход изменения области аккомодации, как разности $P—R$ в диоптриях:

Возраст	Разность, в диоптриях
10 лет	14
15 »	12
20 »	10
25 »	8,5
30 »	7
35 »	5,5
40 »	4,5
50 »	2,5
55 »	1,75
60 »	1
65 »	0,75
70 »	0,25
75 »	0

Понятно, почему старик, более или менее сохранив свое зрение вдаль, не может вдевать нитку в иголку, если он не близорук.

ЛЕКЦИЯ XXIX

ОСНОВНЫЕ ИЗМЕРЕНИЯ В ГЛАЗЕ

Предыдущее изложение дало нам видеть, что учение о зрительном рецепторе с конца XVI столетия успело развиться в весьма точную дисциплину в стиле классической геометрической физики. Великим и до известной степени завершительным памятником этого трехвекового построения физиологической оптики служит знаменитая работа Гельмгольца: «Handbuch der physiologischen Optic» (Лейпциг, 1856—1866 гг. Новое посмертное издание с добавлениями Гулльстранда, Криза и Нагеля, Гамбург и Лейпциг, 1911 г.). У наших товарищей филологов есть обычай изучать исторические памятники литературы в специальных семинарах, посвящая, например, Аристотелю целый год семинарских занятий. Изучить достаточно глубоко сочинение Гельмгольца по физиологической оптике с учетом его перспектив и того, что сделано в науке после него, это задача, которой надо было бы посвятить специальный семинар в течение учебного года.

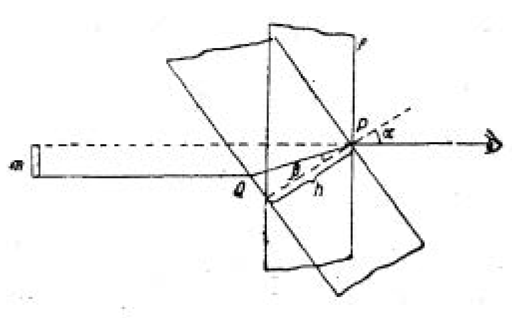


Рис. 35. Ход лучей в офтальмометре Гельмгольца.

Здесь, в общем курсе, вы успеваете познакомиться с плодами Гельмгольцевских исканий лишь по отрывкам. По поводу тех изменений, которые претерпевает хрусталик в моменты аккомодации, вы знакомитесь в практических занятиях с факоскопом, при помощи которого можно удобно наблюдать отраженные образы на кривых поверхностях роговицы и хрусталика с описанными нами передвижками этих образов в моменты вмешательства динамической рефракции. Затем вы знакомитесь с бесподобным методом точного измерения на расстоянии относительных размеров отраженных образов, не прибегая к циркулю и линейке. Можно сказать, что вся классическая метрика в пространстве основана на различных приложениях к практике этих двух древнейших измерительных инструментов — циркуля и линейки — при допущении, что всегда возможны перенос и наложение измеряемого отрезка на шкалу и обратно. Как быть, когда требуется измерение с любой степенью точности при принципиальной невозможности контактного наложения принятых единиц меры на измеряемый образ? Такая задача стоит перед нами, когда требуется строго измерить в глубинах глаза величины отраженных образов и изменения этих величин, при прочих равных условиях, в зависимости от изменения кривизны отражающих поверхностей передней или задней поверхности хрусталика. Задача разрешена офтальмометром Гельмгольца с превосходною отчетливостью и тем самым дан новый способ геометрического измерения на расстоянии по принципу смещения образа преломляющею средою. Если мы рассматриваем дальний предмет через толстое, но достаточно прозрачное стекло, то рассматриваемый предмет будет смещаться в сторону по мере того, как стекло будет становиться под углом к световым лучам, идущим от предмета к нашему глазу. Постепенно смещаясь в сторону по мере увеличения угла наклонения преломляющего стекла к световым лучам, предмет может сместиться для нашего глаза как

раз на свою длину. Преломляющее стекло при этом смещении придется наклонять к направлению лучей, очевидно, тем более, чем больше рассматриваемый предмет. В следующий момент перед нами встанет возможность величиною углового отклонения стекла измерять рассматриваемый предмет (рис. 35).

Сначала мы рассматриваем предмет m в прямых лучах, когда флинтгласовая пластина f стоит перпендикулярно к зрительным лучам. Затем отклоняем флинтгласовую пластину до тех пор, пока предмет не сместится в сторону на свою длину и не встанет в положение, изображенное на рисунке. Угол наклонения пластины к зрительным лучам в этот момент оказывается α, а угол преломления в пластине β. Очевидно, что в момент, взятый на рисунке,

$$m = PQ \sin(\alpha - \beta). \qquad (1)$$

Толщина флинтгласовой пластины $h = PQ \cdot \cos\beta$, откуда

$$PQ = \frac{h}{\cos\beta}. \qquad (2)$$

Подставляя (2) в (1), имеем:

$$m = \frac{h \cdot \sin(\alpha - \beta)}{\cos\beta}. \qquad (3)$$

В этом выражении угол α дается инструментом, β вычисляется из α при заранее известном показателе преломления флинтгласа $K = 1{,}668$. Толщина пластины известна из конструкции прибора.

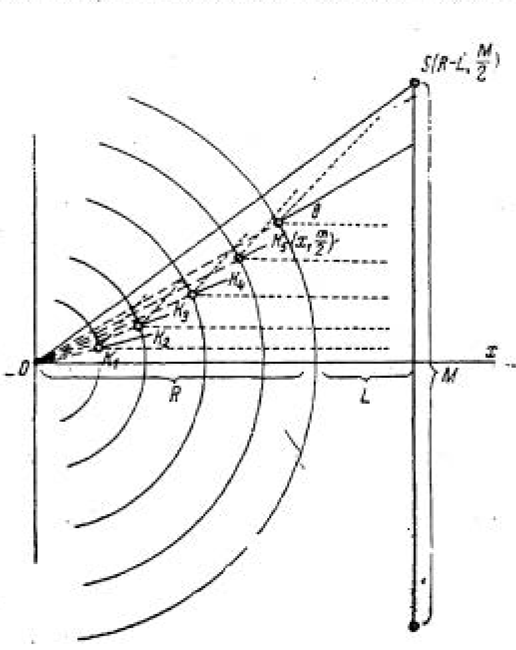


Рис. 36. Зависимость величины катоптрического образа от кривизны отражающей поверхности. Объяснение в тексте.

Дальнейшая операция заключается в с у ж д е н и и о в е л и ч и н е к р и в и з н ы о т р а ж а ю щ е й п о в е р х н о с т и по в е л и ч и н е о т р а ж е н н о г о о б р а з а. Из практики мы хорошо знаем, что один и тот же предмет при прочих равных условиях дает мелкое изображение, отражаясь от поверхности маленькой колбы, и изображение все более крупное по мере возрастания радиуса кривизны отражающих колб. Значит, по величине изображения можно судить о величине радиуса кривизны. Вопрос о том, к а к э т о п р и б л и з и т е л ь н о е с у ж д е н и е п р е в р а т и т ь в т о ч н о е и з м е р е н и е. Представим себе контуры концентрических шаров с возрастающими радиусами (рис. 36). Центры всех шаровых поверхностей в O. На расстоянии $R + L$ от центра кривизны и на расстоянии L от отражающей поверхности находится предмет, например, отрезок прямой M, расположенный перпендикулярно к оси абсцисс Ox. Глаз наблюдателя находится далеко на продолжении оси абсцисс и смотрит по направлению начала координат. Он может уловить отраженные лучи от кривых поверхностей лишь в том случае, когда они направляются параллельно оси Ox. Наша задача заключается в том, чтобы из всех лучей отражения предмета M от поверхностей отобрать

такие, которые попадали бы в глаз наблюдателя на продолжении Ox. Тем самым мы будем знать и крайние точки отраженного изображения K_1, K_2, K_3, K_4, K_5, т. е. также и величину этого изображения для каждой из отражающих поверхностей. По мере уменьшения радиуса R отраженное изображение все уменьшается, приближаясь к 0. По мере увеличения радиуса R точка $K\left(x, \frac{m}{2}\right)$ приближается к $S\left(R+L, \frac{M}{2}\right)$, отражаемое изображение все возрастает, приближаясь к величине самого отражаемого отрезка M. Очевидно, что нахождение крайних точек отраженных образов от концентрических поверхностей сводится к нахождению некоторого геометрического места точек OK_1, K_2, K_3, K_4, K_5, S, которое и характеризует собою процесс изменения величины отраженного образа в зависимости от величины радиуса кривизны.

Чертеж дает видеть, что θ — угол наклонения видимого отраженного луча к нормали отражающей поверхности — изменяется вместе с величиной отраженного изображения m. Координаты края изображения K на всем протяжении искомого геометрического места будут $\left(x, \frac{m}{2}\right)$. Из отношений между половиной отражаемого отрезка $\frac{M}{2}$ и половиной отраженного образа $\frac{m}{2}$ очевидно по чертежу, что для любой из поверхностей

$$\frac{m}{2}=\frac{M}{2}-(R+L-x)\operatorname{tg}2\theta. \tag{1}$$

Отсюда мы можем выразить угол θ весьма просто в зависимости от величины предмета M и от расстояния от поверхности L. По мере приближения R к O изображение приближается к нулю, и выражение (1) дает в пределе

$$O=\frac{M}{2}-L\operatorname{tg}2\theta,$$

откуда

$$\operatorname{tg}2\theta=\frac{M}{2L}$$

и

$$\theta=\frac{1}{2}\operatorname{arctg}\left(\frac{M}{2L}\right). \tag{2}$$

С другой стороны, радиус в качестве гипотенузы всегда удовлетворяет на нашем чертеже равенству

$$R=\frac{m}{2\sin\theta}. \tag{3}$$

Подставляя значение θ из (2) в (3), имеем:

$$R=\frac{m}{2\sin\left[\frac{1}{2}\operatorname{arctg}\left(\frac{M}{2L}\right)\right]}. \tag{4}$$

Это и есть точная формула Гельмгольца для радиуса кривизны преломляющих поверхностей внутри глаза, в которой величина отраженного образа m дается со всевозможною точностью офтальмометром, а M и L подбираются заранее известными в начале опыта. Это — предмет, отражения которого будут измеряться, и расстояние предмета до глаза.

Мы видим, как под руками Гельмгольца физиологическая диоптрика достигла, можно сказать, астрономической точности.

К заслугам великого ученого принадлежит также применение Галилеевой трубы для рассмотрения глазного дна. В трубе этой конструкции имеется, во-первых, собирательная двояковыпуклая линза, служащая объективом, и, во-вторых, линза, рассеивающая, вогнутая с одной стороны, именно в сторону наблюдателя. Это — окуляр. Расчет здесь на то, что достаточно увеличенный прямой образ предмета в определенный момент конвергенции соответствующих лучей принимается рассеивающим окуляром с тем, чтобы далее прийти в глаз наблюдателя уже в параллельных лучах.

Гельмгольц предложил воспользоваться вместо двояковыпуклого объектива хрусталиком рассматриваемого глаза с тем, чтобы от него передаваемый образ глазного дна подвергался затем рассмотрению посредством вогнутого окуляра. В трубу между окуляром и глазом устанавливается круглое зеркало с отверстием в центре и с таким расчетом, чтобы отразить зеркалом пучок света от источника, ставящегося сбоку, послать его в зрачок и внутрь глаза; отверстие в центре достаточно для пропускания изображения от глаза к окуляру. Если глаз предварительно атропинизирован, зрачок его очень расширен и на свет не реагирует. Тогда можно с удобством рассмотреть в деталях внутренность глаза.

Мы догадываемся, что в этих условиях, когда роль объектива будет играть сам хрусталик исследуемого глаза, будет возможно судить о диоптрических свойствах этого хрусталика по тем вспомогательным линзам, которые придется вводить в дело в качестве окуляров. Два эмметропа могли бы при подходящем освещении непосредственно рассматривать сетчатки друг друга, окуляр мог бы быть заменен прозрачным плоским стеклом. Чтобы видеть сетчатку миопа, эмметроп должен применить рассеивающую линзу, которая дает в этом случае сразу и степень миопии. Чтобы видеть сетчатку гиперметропа, эмметроп принужден применять уже собирательный (выпуклый) окуляр, который дает непосредственно степень гиперметропии. Дело просто, когда наблюдатель обладает эмметропическим глазом. Но из затруднения можно выйти и тогда, когда наблюдатель принужден исходить из своего аметропического («несоразмерного») глаза. Если степень аметропии наблюдающего глаза известна и равна D_1, корректирующая же линза, которая фактически потребовалась для рассмотрения чужого глаза, будет D_0, то эта последняя линза окажется корректирующей не только глаз D_1, но и глаз D_x, т. е. наблюдаемый. Это значит, что диоптрическая сила корректирующей линзы $D_0 = D_1 + D_x$, откуда $D_x = D_0 - D_1$. Если заранее известна статическая рефракция наблюдателя, слабейшая линза, открывающая ему сетчатку наблюдаемого субъекта, дает измерение аметропии последнего.

Картина, открывающаяся в глазное зеркало, дает видеть место вхождения зрительного нерва с характерным излучением его волокон. Это так наз. *papilla nervi optici* с исходящими из нее центральными сосудами сетчатки. Место это в глазном дне должно быть несветочувствительно, поскольку здесь нет палочек и колбочек. Старинный опыт Мариотта и служит обнаружению этого «слепого пятна» в глазном дне в порядке самонаблюдения. Нанесем на белой бумаге черный крестик и рядом с ним на некотором расстоянии черный кружок. Установим эти изображения горизонтально и так, чтобы крестик лежал медиально от кружка в поле зрения нашего глаза. Фиксируя в поле ясного зрения крестик, мы видим в боковых лучах также и кружок. Если при этом то придвигать, то отодвигать бумагу с изображениями от глаза, то при совершенно определенном расстоянии улавливаем момент, когда кружок вдруг выпадает из

рецепции, с тем однако, что при дальнейшем сдвиге он появляется в боковых лучах опять. Это значит, что где-то по горизонту и медиальнее от конца зрительной оси в глазе оказывается слепое место. Это и есть место вхождения зрительного нерва с сопровождающими его сосудами.

Если двое людей будут рассматривать друг у друга глаза зрачок в зрачок, то тот и другой будут в порядке инстинкта подставлять под входящие через зрачок лучи место наиболее отчетливого видения в дневном свете. Иными словами, зрительные оси того и другого глаза в этих условиях совпадут и концами окажутся в некоторой особой области глазного дна, так наз. *fovea centralis*. Это — углубление, у человека достигающее в диаметре 0,2—0,4 мм, окруженное ореолом, достигающим в диаметре в общем до 1—2 мм и характеризующимся отсутствием кровеносных сосудов и как бы редукцией некоторых слоев в сетчатке (V и VII). Зато так наз. мозаичный, собственно светочувствительный слой сетчатки (II) представлен здесь исключительно колбочками, связанными с цветной рецепцией. Область эта представляется более светлой посреди прочей сетчатки. На трупе она желтеет и потому получила у анатомов издавна название «желтого пятна» (*macula lutea*).

Я не буду останавливаться на гистологии сетчатки. Она дается вам подробно в другом курсе. Напомню только сравнительно-анатомическую аналогию в стратиграфии сетчатки и коры полушарий головного мозга. Она напоминает нам о близкой генетической связи оптического рецептора с аппаратом полушарий. Обыкновенно различают до 8 слоев сетчатки, считая от анатомической периферии глаза к внутренней камере его и стекловидному телу:

I Слой пигментного эпителия
II Мозаичный слой
membrana limitans externa
III Внешний ядерный слой
IV Внешний молекулярный (или ретикулярный) слой
V Внутренний ядерный
VI Внутренний молекулярный (или ретикулярный) слой
VII Ганглиозный слой
VIII Слой зрительных волокон
membrana limitans interna.

Однако, специальные клеточные слои сетчатки заключены между пограничными мембранами. Палочки и колбочки имеют свои ядросодержащие клеточные тела в III и IV слоях, продолжают свои дендриты до V слоя, тогда как в мозаичный слой они продолжают свои органоиды, заслужившие им столь специальное название и имеющие теснейшее отношение к фотохимической рецепции.

Попытки подсчитать относительные количества различных морфологических элементов сетчатки привели к следующим схематическим соотношениям. На 23 000 000 палочек и 4 000 000 колбочек у человека насчитывается около 1 000 000 волокон *nervi optici*. Это говорит о том, что принцип общего пути, как принцип нервной координации, имеет место в сетчатке и в особенности для аппарата палочек. И это говорит вместе с тем о том, что сетчатка не есть пассивный приемник для внешних воздействий, но активный рецептор, идущий навстречу своим адэкватным раздражителям подобно тому, как мы видели это для тактильных рецепторов, для хеморецепторов и, как увидим, для слуха. О том, что зрительный рецептор является активным работником еще в своих микроскопических приборах, с особенною наглядностью говорят так наз. ретиномоторные явления в глазе. Болль в 1876 г. установил картины надвигания пигментного эпителия на палочки и колбочки, иногда до самой *membrana limitans externa* во время усиленной работы сетчатки.

Затем Ангелуччи и Гендеренстор в 1882—1884 гг. отметили сократительные реакции «миоидов» у колбочек по поводу более или менее значительного освещения последних в сетчатке. Энгельман в 1885 г. показал, что эти сокращения колбочек могут возникать рефлекторно в затемненной сетчатке по поводу освещения другой, симметричной сетчатки. Они могут получаться также от освещения кожи, от электрического раздражения более или менее отдаленных нервов, от стрихнинного отравления. Нам понятно значение активности рецепторного прибора для обострения впечатлительности или, напротив, для угнетения ее. Мы знаем, что и та и другая реакции в нервной системе могут иметь и имеют координирующую роль; и там, где организован механизм общего пути, они должны быть прямыми посредниками координации.

Признаки типичной нервной координации в деятельности сетчатки с участием обеих типичных сторон координирующего процесса — экзальтации и сопряженного с ним торможения — мы имеем в явлениях приспособления фоторецепторов глаза к текущему световому раздражению с обострением зрительного различения в одном случае и с угнетением его — в другом.

ЛЕКЦИЯ XXX

ТЕОРИЯ ДВОЙСТВЕННОСТИ ЗРИТЕЛЬНОЙ РЕЦЕПЦИИ

Если внимательно проследить то, что мы можем видеть в боковых лучах нашего зрительного поля, то открывается, что различение свето-теневых контрастов и постепенных переходов от света к тени доступно в довольно высокой степени еще и здесь, на краях сетчатки и вдали от *macula lutea*. Но различение цветов здесь уже отсутствует. Для того, чтобы более строго определить границы бокового зрительного поля, в пределах которого возможно свето-теневое и цветное различение, удобно воспользоваться прибором Фёрстера и Auberta, получившим в лабораториях переносное название «периметра». Голова и исследуемый глаз устанавливаются неподвижно, зрительная ось OO^1 (рис. 37) упирается неподвижно в некоторую точку O^1 на черной доске, эту точку принимают за центр и за проекцию начала полярных координат на доску и следят, под каким углом к зрительной оси еще возможно различение в боковых лучах, когда маленький предмет различной окраски передвигается на фоне черной доски более или менее далеко от центра. Измерению подвергаются две координаты: расстояние до предмета по боковому лучу ρ и максимальный угол к зрительной оси ϑ, при котором предмет исчезает из бокового поля зрения. Повторяя такие измерения для всех четырех квадрантов на доске вокруг центра O^1, получаем некоторый предельный контур, или периметр, характеризующий границу боковой рецепции того предмета, который применялся в опыте. Когда, при прочих равных условиях, предмет будет различной окраски, можно будет получить для глаза целую группу концентрических периметров, характеризующих относительные границы боковой рецепции для лучей различной длины волны. Периметры эти обнаруживают индивидуальные колебания, но типичны в том отношении, что различение цветное сосредоточивается в особенности вблизи от *macula*

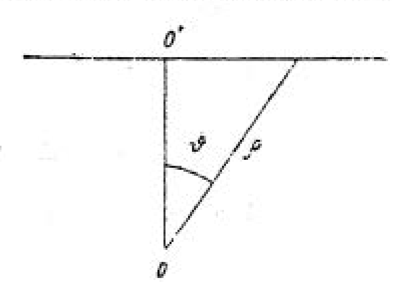
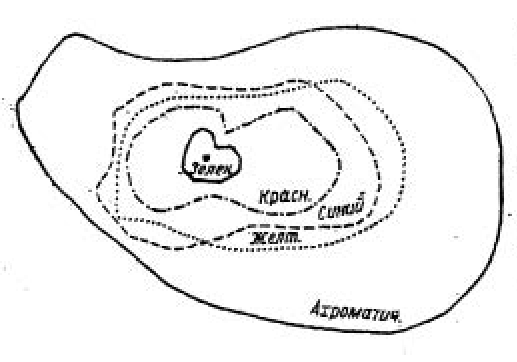


Рис. 37. К построению зрительного периметра в полярных координатах. Объяснение в тексте.

lutea; границы различения для зеленого значительно у́же, чем для красного, еще у́же, чем для желтого, а периметры желтого и синего более или менее скрещиваются своими границами. Ахроматическое зрение, которому доступно различение лишь свето-тени, выходит довольно далеко за границы хроматического (цветного) зрения. Примерный периметр человеческого глаза значительно расширяется латерально и вниз, т. е. к виску, и продолжается сравнительно узкой полоскою медиально и вверх, т. е. к переносице (см. рис. 38). Если вспомнить, что периферия человеческой сетчатки в качестве светочувствительных элементов располагает почти исключительно палочками, что по мере перехода к более центральным частям сетчатки к палочкам примешиваются колбочки в возрастающем количестве, а в центре *maculae luteae* имеются только колбочки, то мы придем к естественному выводу, что ахроматическое зрение связано с палочками, цветное же по преимуществу с колбочками. В 1866 г. Макс Шульце, в 1884 г. Парино и в 1894 г. Криз последовательно развили теорию двойственности зрительного аппарата, согласно которой с палочками связано сумеречное и ночное зрение, опирающееся исключительно на различение света и тени, дневное же зрение связано с колбочками и специализировано на различениях цветов солнечного спектра.



38. Периметр правого глаза.

В пользу обособленности и специализации двух аппаратов в области зрения говорят следующие наблюдения.

1. Так наз. феномен Араго, или особенности видения на ночном небе: глаз, успевший адаптироваться к темноте, обнаруживает, что мелкие звезды различаются лучше именно в боковых лучах зрения, тогда как различение сближенных между собою звезд теряется, и они начинают сливаться в обобщенные пятна, как только на них будет наведена *fovea centralis*.

2. Так наз. феномен Пуркинье: наиболее светлою частью спектра днем представляются нам желтые и красные полосы, ночью же ими оказываются зеленые и голубые полосы. Ночью красный околыш кажется черным, а синий — белесоватым или светлосерым.

3. Когда в патологических случаях развивается так наз. ско́тома (от греческого слова scotos — «темнота»), т. е. местный выпад деятельности сетчатки, то именно «центральная скотома» сопровождается в качестве типичного симптома «цветною слепотою» (неспособностью различать цвета), и, в то же время, на вопрос, где наиболее светлые места в спектре, пациент указывает зеленые и голубые полосы.

В пользу обособленности аппарата палочек в сетчатке говорило, как будто, и то открытие, которое сделано было в 50-ых годах XIX столетия, что в палочках есть специфическое светочувствительное вещество «зрительный пурпур», или, как иногда его называли, эритропсин (от греческих слов erithros—«красный», ops—«глаз»). Болль в 1876 г. и Кюне в 1879 г. были родоначальниками фотохимической гипотезы, согласно которой в основе зрительной рецепции лежит фотохимическая реакция; а наводящим моментом на эту плодотворную мысль послужило обнаружение только что названного вещества. Болль видел, что оно

обесцвечивается на свету в течение 5—15 мин., но возобновляется в тени в течение $1^1/_2$—2 часов. Кюне выделил это вещество и видел, что оно растворимо в желчных кислотах, их кислых солях; оно очень прочно при высушивании, трудно подвергается гниению и окислению; разрушается минеральными кислотами, щелочами, спиртом и хлороформом; фиксируется 4% раствором квасцов. Это последнее обстоятельство еще раз сблизило работу глаза с работой камеры-обскуры, на этот раз уже фотографической. Кюне попробовал фиксировать квасцами зрительные образы на сетчатке, в самом деле получил стационарные снимки резко контрастных свето-теневых образов, вроде окна с его переплетами на фоне светлого неба, и привлек тем самым внимание широких кругов. Мне вспоминаются криминальные романы, которые я еще застал в моем детстве и которые черпали вдохновение несомненно из открытий Кюне. Там рассказывалось, как глубокомысленный следователь разыскивал на сетчатке жертвы портретных отпечатков убийцы и как это ему удалось. Основная мысль, вынашивавшаяся тогдашней наукой, схвачена правильно, но тотчас же шаржирована профессиональной фантазией. От «оптограмм», как назвал Кюне свои снимки, до адекватно фотохимической теории зрения, конечно, расстояние очень велико. Было важно, что на очередь встала очень плодотворная и полная далеких перспектив исследовательская концепция. Но в той редакции, как она зарождалась у Кюне, фотохимическая концепция до поры до времени содействовала скорее выделению аппарата палочек из аппарата зрения в целом, чем обобщенному пониманию работы последнего.

Скоро мы вернемся к фотохимической концепции зрения в целом, а пока закончим речь по поводу теории двойственности зрительного аппарата. В пользу ее важное подспорье усматривалось в сравнительно-анатомическом факте: в наличии чисто палочкового аппарата сетчатки у животных, расположенных к ночному образу жизни, и в преобладании колбочковой сетчатки у животных, проводящих жизнь преимущественно на солнечном свету. У ящериц, у змей, так ищущих солнца, сетчатки имеют исключительно колбочковый аппарат. У крота, у ежа, у ночных хищников — исключительно палочковый аппарат. Для того, однако, чтобы утверждать, что крот или еж не располагают такими хроматическими различениями в среде, какими располагает птица или человек, требуются специальные исследования и доказательства. В настоящее время имеются хорошие методы для разрешения вопросов этого рода. Это, во-первых, электрофизиологическое наблюдение того, получаются ли более или менее различающиеся токи действия в нервных элементах глаза при раздражениях сетчатки светом различных окрасок. Во-вторых, метод дрессировки: в какой мере можно приучить животное данного вида атаковать на расстоянии содержащие пищу мешочки определенных дифференциальных окрасок? В-третьих, прекрасный метод условных рефлексов с применением в качестве стимулирующих сигналов на расстоянии вспышек различной расцветки. Грундфест недавно, определяя для лучей различной длины пороговые количества энергии, требующиеся для начала двигательной реакции рыбы *Lepomis*, мог установить весьма различные зависимости для дневного и для сумеречного зрения. Форма токов действия сетчатки изменяется характерным образом в зависимости от длины волны раздражающих световых лучей, тогда как она в широких пределах остается независимой от силы освещения. Как показал Кольрауш, эти точные признаки цветного различения особенно выразительны в сетчатке дневных птиц, гораздо слабее у амфибий, у собаки и кошки. Принципиально всегда возможно, конечно, что у тех или иных животных видов способность дифференциального различения в среде окажется выше, чем

у человека. Мы это видели для обоняния у бабочек, когда говорили о поразительной рецепции последними следов специфически пахучих веществ, чтобы ориентировать по ним текущую локомоцию. Калишер по методу дрессировки обнаружил в 1909 г., что собака может различить присутствие или отсутствие изовалериановой кислоты в смеси уксусной, пропионовой, капроновой, масляной и изовалериановой кислот, свидетельствуя об этом текущим поведением. Мы с вами знаем, насколько лошадь распознает в лесу «чутьем», т. е. тем же обонянием, дорогу к жилью или приближение зверя. В специальных опытах было показано, что собака очень точно различает бензойный альдегид и нитробензол, искусственный мускус и естественный мускус. Эти обонятельные различения лежат далеко за пределами человеческой рецепции. Вольф показал тем же методом дрессировки, что рыбкам гольянам (*Phoxinus laevis*) доступно различение двадцати четырех окрасок. Для черепах установлено реактивное различение двенадцати окрасок. Ящерица различает по крайней мере восемь спектральных цветов (Вагнер, 1932; Бойтузиак, 1933).

Исключительно палочковые сетчатки мы находим у акуловых, у пескоройки (*Ammocoetes*). Напротив, у рептилий имеются только колбочки. У птиц колбочки преобладают. Из млекопитающих аппарат колбочек подвергается редукции у ночных животных. Само собою разумеется, что когда дело идет о морфологически закрепленных данных организации, определяющим фактором является наследственность. В таком случае всегда возможны такие комбинации, что животный вид, наследственно успевший закрепить в себе унаследованный от предков с ночным образом жизни сетчатковый аппарат с редуцированными колбочками, может, однако, вступить на путь упражнения цветного различения и цветной рецепции. Тогда возможно положение, что животное, обладающее палочковою сетчаткою, будет обнаруживать, однако, в той или иной степени способность цветного различения.

Такой случай мы имеем, повидимому, у кошки. На первый взгляд чрезвычайно удивительно, что у этого столь зоркого домашнего хищника имеется только палочковый аппарат. Физиологически можно установить, что цвета кошка более или менее удовлетворительно различает рядом с превосходным сумеречным зрением. Что касается последнего, то оно является характерной чертой всего рода *Felis*.

Возвращаясь к вопросу о двойственности зрительного аппарата, мы видим, что, подходя к нему в широких зоологических масштабах и в палеонтологических перспективах, следует считать, что Макс Шульце, Парино и Криз нащупали важную анатомо-физиологическую зависимость, различив, даже и по субстрату, приборы свето-теневой и хроматической рецепции. Но зависимость эта, как почти все зависимости между формой и функцией, не дает оснований для формальных решений; будто раз нет колбочек, не может быть и цветной рецепции.

Когда мы касаемся зависимости между анатомическим морфосом и физиологической функцией, то надо помнить, что и та и другая стороны в этой зависимости являются факторами изменчивыми и текучими, причем их взаимная связь и сообусловленность таковы, что ведущая роль и значение аргумента в происходящих изменениях то переходит к морфосу, то оказывается подвижной и взаимной. Дело пойдет, в конце концов, о том, что изменяется скорее и в более коротких интервалах времени: отправление ли, чтобы повлечь за собою перестройку формы, или форма, чтобы определить вслед за этим преобразование отправления. В истории развития может иметь и имеет место и то и другое.

Еще один существенный мотив для признания двойственности зрительного аппарата и для противопоставления свето-теневого рецептора

хроматическому и обратно почерпаем мы из следующего наблюдения Г. Э. Мюллера (1923) и затем Н. И. Пинегина (диссертация, 1934).

Мюллер заметил, что накапливание зрительного пурпура в палочках, имеющее место с переходом в темноту и играющее существенную роль в приспособлении глаза к зрению в темноте (темновая адаптация), угнетается, если будут в то же время возбуждаться колбочки. Когда имеется колбочковая слепота, т. е. аппарат цветного зрения не действует, накопление пурпура в палочках идет быстрее. Отсюда и происходят особенно высокая свето-теневая впечатлительность, повышенная острота различения свето-теневых переходов в среде и ускоренная адаптация к темноте, свойственная именно колбочковым слепым. Н. И. Пинегин установил, что типичная реакция сужения зрачка при освещении колбочкового аппарата в *fovea centralis* испытывает торможение, если свет распространится по сетчатке в стороны, т. е. одновременно с аппаратом колбочек стимулирует и палочки. Отсюда автор делает вывод, что возбуждение палочек действует тормозящим образом на эффекты, иннервируемые с колбочек. Итак, аппараты колбочек и палочек, т. е. цветного и свето-теневого зрения, могут оказываться в типично реципрокных отношениях между собою — возбуждение одного из них в порядке сопряженного торможения угнетает другой. У Мюллера возбуждение колбочек сопряженно тормозит аппарат палочек, у Пинегина возбуждение палочек сопряженно тормозит аппарат колбочек. Иными словами, текущая нервная активность может быть сосредоточена на рецепциях и различении свето-теней и тем самым временно снята с очереди различающая рецепция цветов. Я думаю, эти зависимости сразу напоминают вам те координирующие реципрокные соотношения, которые открылись вам в такой выразительной форме в области спинно-мозговых рефлексов. Определяющий механизм для них мы увидали в конвергенции нервных путей к исполнительным приборам и в принципе общего пути. Количественные отношения между невронами в последовательных цепях их по слоям сетчатки заставляют предполагать и для сетчатки координирующие влияния общего пути. Мы и видим их выражение в реципрокных отношениях между установками центров то на дневное, то на сумеречно-ночное зрение.

Если бы в нашем распоряжении не было этих убедительных своей наглядностью перестановок зрительного аппарата то на доминирование цветной рецепции с признаками сопряженного торможения для сумеречной рецепции, то на доминирование свето-теневой рецепции с признаками сопряженного торможения для цветной рецепции, подобной динамики реципрокных соотношений в сетчатке можно было ожидать уже из количественных отношений между собственно светочувствительными клетками сетчатки и ганглиозными ее клетками, сигнализирующими из сетчатки в мозговой ствол.

Реципрокные зависимости между палочковым и колбочковым приборами прослежены и подтверждены также учениками Л. А. Орбели — А. В. Лебединским, С. М. Дионесовым и Л. Т. Загорулько в 1934 г.

Открытие зрительного пурпура, его выцветания при действии света и его возобновления в тени послужило толчком к развитию одной очень общей концепции в физиологии, которая в свое время произвела большое впечатление и надолго заняла мысль ряда ученых. Средина XIX столетия была эпохой проникновения в разнообразные отделы естествознания одной из самых общих теоретических идей — идеи динамического равновесия. Оплодотворив некогда новыми проблемами и открытиями класси-

ческую механику, проникнув в первой половине прошлого века в химию, к средине столетия она руководила мысль в различных направлениях — в термодинамике, в зарождающейся теории растворов, в учении об электрическом поле и токе и др. Клод Бернар (1856) положил начало биологическому учению о том, что жизнь должна рассматриваться, как некоторое устойчивое состояние баланса противоположно направленных процессов ассимиляции и диссимиляции, строительства и разрушения. Динамическое равновесие предполагает одновременное и сообусловленное протекание тех противоположно направленных реакций, которые входят в его состав. Великий французский физиолог и представлял процессы ассимиляции и диссимиляции текущими в норме одновременно. Существенно новая черта вошла в учение о физиологическом балансе, когда зародилась мысль, что он должен представлять собою принципиально колебательный во времени процесс, компоненты которого постоянно расходятся, так что в каждый отдельный момент имеется одностороннее протекание то ассимиляторной, то диссимиляторной фазы, и каждая из этих фаз появляется именно потому, что перед этим только что имело место неуравновешенное преобладание фазы противоположной. В этой редакции учение о биологическом балансе было развито Эвальдом Герингом в 1880—1887 гг., а затем гносеологом Рихардом Авенариусом (1888) и физиологом Ферворном (1892). Полезно отдать себе отчет в существенной разнице представления о жизненном балансе по Клоду Бернару и по названным авторам. Вкратце эту разницу можно охарактеризовать так: по Бернару питание и трофика ткани возрастают параллельно и неразрывно с ее работою, и если в данный момент наблюдается подъем ассимиляции, то это потому, что ее вызывает поднявшаяся рабочая диссимиляция подобно тому, как в химическом равновесии, согласно Бертолле, в реакции накопляется именно то, что удаляется. По Эв. Герингу и его последователям, в каждый отдельный момент жизнедеятельности протекает или фаза диссимиляции, вытесняя собою своего контрагента — ассимиляцию, или фаза ассимиляции, вытесняя диссимиляцию; лишь в последовательности предыдущая ассимиляция может вести к последующей диссимиляции и наоборот. В балансе, по Герингу, ассимиляция и диссимиляция представлены принципиально несовместимыми в один и тот же момент, по существу своему расставленными во времени. Не удивитесь тому, что я уделяю много времени этим, может быть, слишком тонким противопоставлениям. Они для нас очень важны. В другом месте, в лекциях об утомлении (Физиология двигательного аппарата, Л., 1927) я освещаю подробно, какие последствия вытекали из концепции Геринга для учения о возбуждении, о его мнимонепременном спутнике — истощении и о торможении, как возврате к нарушенной ассимиляции.

Теперь, по поводу выцветания зрительного пурпура под действием света и по поводу его восстановления в то время, как в условиях зрения на солнце зрачок сужен и проникающий в глаз пучок лучей сосредоточен на *fovea centralis*, можно было бы дидактически так удобно и просто излагать дело, указывая, что торможение сумеречно-палочкового аппарата и происходит оттого, что он в данный момент занят ассимиляторным восстановлением истощенных потенциалов, подготовляясь к очередной работе в следующий момент, когда истощится в свою очередь аппарат колбочковый.

Вы знаете, что с нашей точки зрения торможение представляет собою выражение рабочей нервной активности и имеет прямое координирующее значение именно потому, что протекает с такой же настойчивостью и срочностью для эффектора, как и импульс возбуждения. Мы говорим, что

торможение в том или ином месте ткани сопряжено с возбуждением в другом месте той же ткани, поскольку торможение поддерживается влияниями этого возбуждения. Торможение палочкового аппарата мы характеризуем как сопряженное с возбуждением колбочкового аппарата, поскольку можем доказать, что именно возбуждение последнего обусловливает срочное угнетение активности в палочках. Торможение вообще и сопряженное торможение в частности происходят не оттого, что очередной нервный импульс застает эффектор недееспособным, но оттого, что он активно срывает с очереди или трансформирует то возбуждение, которое застает в эффекторе.

Восстановление пурпура в тени соответствует по времени образованию адаптационного процесса, который регулируется, несомненно, нервными импульсами, т. е. нервными же импульсами может и тормозиться.

Спрашивается, как представлять себе выцветание зрительного пурпура под действием света? Затем, если зрительный пурпур связан с палочками, то как представлять себе фоторецепцию в колбочках?

При ближайшем изучении оказывается, что зрительный пурпур в растворе пропускает без поглощения красные и фиолетовые лучи, но поглощает промежуточные, в особенности те, для которых длина волны $\lambda = 540 - 500$ μμ. Это — область спектра, отвечающая полосам от зеленой до цианблау. Поглощая эти лучи, пурпур претерпевает химическое изменение, ведущее к тому, что полосы поглощения постепенно перемещаются в области более коротких волн. Как показал Гартен (1906), по мере поглощения световых лучей зрительный пурпур превращается в зрительную желть, способную поглощать лучи $\lambda = 410 - 415$ μμ, т. е. уже фиолетовые. Зрительная желть, в свою очередь, переходит в зрительный белый (Тренделенбург, 1906). Возможно, таким образом, что поглощение света сопряжено а) со сложной реакцией постепенного изменения самого поглощающего пигмента в сетчатке или б) с изменением поглотительной деятельности по мере снижения концентрации пигмента (Вейгерт, 1922).

Что фоторецепция связана с химическими изменениями в сетчатке, это очевидно из того, что под влиянием освещения реакция в ней сдвигается в кислую сторону. При этом отмечается освобождение фосфорной кислоты, которая, может быть, увеличивает проницаемость пограничных слоев зрительного эпителия. Кислая реакция влияет также на просвет капилляров, а ограничение кровоснабжения влечет снижение возбудимости зрительного эпителия, тогда как гиперамия может вести к повышению его возбудимости (Эббеке, 1921). Отсюда пути к адаптации, т. е. к самоограничению начавшейся активности в субстрате: своими собственными продуктами в возбужденном состоянии субстрат пользуется, как ограничивающим фактором для дальнейшего углубления возбуждения на месте.

Может быть, здесь будет уместно и небесполезно остановиться на минуту на двух понятиях и терминах, возникших в области физиологической оптики и получивших затем довольно широкое применение в других областях физиологии с изменением первоначальной отчетливости в своих границах. Я имею в виду два латинских термина: адаптация и аккомодация. Под адаптацией в физиологической оптике так же, как в учении о температурной и тактильной рецепции, разумеют высоко своеобразный процесс, в силу которого монотонный раздражитель более

или менее быстро перестает производить первоначальную реакцию в субстрате и тем самым не только перестает служить помехой для рецепции других очередных импульсов в среде, но может служить еще и расширению сравнительной рецепции и оценке этих последних. Рука, погруженная в воду 14° С, довольно быстро перестает ощущать холод, вместе с тем приобретает возможность отправляться от этого нового для нее температурного уровня, как бы индифферентного, для сравнительной рецепции температурных колебаний в районе 14,5° и 13,5° С, которые давали бы одинаковые ощущения холода, пока рука отправлялась от 25° С. Подобно температурной и тактильной адаптации в области кожных рецепторов, и для глаза, с переходом в темную комнату, наблюдается довольно быстрое «привыкание» к монотонному действию темноты, первоначальное впечатление черноты сменяется некоторым более или менее индифферентным фоном, на котором начинается различение светлых предметов и, как мы видели из феномена Араго, различение подчас более острое, чем это было при дневном освещении. Адаптация — это установка нового нулевого уровня для отсчета, автоматически производимая операция, по смыслу своему подобная той, что проделывают математики, перемещая координатные оси применительно к изучаемому геометрическому месту, чтобы получить для этого последнего точную характеристику в каноническом виде. Что касается аккомодации, то под нею мы разумеем в оптике приведение на фокус изображения от объектной точки ради избежания кругов рассеяния от одновременно приходящих лучей и ради избежания двоения видимого предмета в условиях бинокулярного зрения. Говоря абстрактно, и адаптация и аккомодация могут быть переведены по-русски словом «приспособление». Но мы видим, как различны они и по смыслу реакции и по аппаратам, которыми они производятся. За адаптацией мы предполагаем последовательные химические изменения в реагирующем субстрате при прочих равных условиях, складывающиеся по мере затянувшегося действия монотонного раздражителя. Реакция — некоторыми чертами родственная «привыканию» и «иммунитету». За аккомодацией мыслятся динамическая рефракция и конвергенция глаз применительно к рассматриваемому предмету.

С легкой руки Нернста «аккомодацией» стали называть постепенно накапливающиеся под действием повторительных раздражений сдвиги в раздражаемом нерве, влекущие за собой изменение его возбудимости для прежнего раздражителя, не имеющее характера утомления или патологического изменения и несущее признаки физиологического приспособления. С другой стороны, «адаптацией» иногда называют всякое повышение возбудимости ткани по отношению к приложенному к ней раздражителю. Очевидно, это менее точная и менее требовательная номенклатура, чем та, которая была развита в учении об оптической и кожной рецепции. Придется хлопотать о терминологических уточнениях.

Возвратимся, однако, к зрительному пурпуру и к свето-теневому (сумеречному) спектру периферических частей сетчатки. Очень точное исследование Виктора Анри и Ларгье-де-Банселя (1911) дало возможность проследить под действием световых лучей с длинами волн от 600 до 440 $\mu\mu$ ход изменения трех следующих процессов: α) выцветания зрительного пурпура, β) поглощения света и γ) энергии, требующейся для наступления порога световой рецепции в глазе. Ход изменения этих процессов в зависимости от длины световой волны выразился в кривых, опускающихся и поднимающихся почти параллельно (конгруентно), так что наибольшее выцветание палочкового пигмента приходилось приблизительно

на тот же район $\lambda = 540 - 486\ \mu\mu$, где отмечается и наиболее низкий порог световой впечатлительности и где, в то же время, поглощение света пигментом наибольшее.

Впоследствии Венабль (1924) и Хехт (1924) установили еще и еще раз параллелизм кривых абсорбции света зрительным пигментом, скорости выцветания этого пигмента под действием света и так наз. сумеречной светоценности спектральных лучей различной длины (т. е. того впечатления относительной светлости, которое производится различными участками спектра в сумерки).

Стало ясно, что те лучи спектра, которые наиболее поглощаются зрительным пурпуром, ведут к наиболее быстрому его выцветанию, а, вместе с тем, производят впечатление наибольшей светлости в условиях сумеречного зрения. В дополнение к этому Энгелькинг проследил параллелизм скорости адаптации к темноте со скоростью накопления зрительного пурпура (1919).

Параллелизм между кривой относительного поглощения зрительным пурпуром отдельных участков спектра, кривой относительной видимости и кривой относительного количества энергии, принимаемого сетчаткою при действии света, был подтвержден в условиях новейшей методики американскими исследователями Чэсом и Хегом, Людвигом и МакКарти в 1938 г.

Таким образом, было получено экспериментальное доказательство старинного предположения: «Lux non agit nisi absorpta» (свет действует только там, где поглощается).

Могла быть точно измерена и пороговая величина световой энергии, требующаяся для возникновения слабейшей зрительной рецепции. Оказалось, что для получения слабейшего светового впечатления от лучей разной длины волны требуется такое количество энергии света, чтобы поглощенное пурпуром количество было постоянно. Это пороговое количество энергии для сумеречного прибора оказалось

$$5 \times 10^{-12} \text{ эрга.}$$

Здесь уместно вспомнить, что для кожного рецептора пороговая энергия оказалась

$$38 \times 10^{-2} \text{ эрга (Цваардемакер).}$$

Что касается палочкового прибора, то по светочувствительности он оказывается приблизительно в 3000 раз чувствительнее самой светочувствительной фотографической пластинки. Но как в фотографической пластинке, так и в приборе палочек сетчатки реакция на свет получается постольку, поскольку свет встречает на месте вещество, достаточно быстро его абсорбирующее, тем самым и быстро под его действием изменяющееся; вместе с тем реакция в обоих случаях получается постольку, поскольку светочувствительное вещество на месте встречается со световыми лучами определенной длины волны, т. е. определенной частоты колебания во времени. Может быть, с наибольшей отчетливостью выступает здесь перед нами значение адэкватности между физиологическим рецептором и физико-химическим действием раздражителя. Для того, чтобы данный световой раздражитель, т. е. световой луч определенной длины волны и определенной частоты колебаний, мог вызвать физиологическую реакцию в данном субстрате, он должен встретить в этом субстрате достаточный фотохимический резонанс. В следующий момент за этим фотохимическим действием в пигменте начинается уже та первичная физиологическая

реакция в сетчатке, которую мы назвали ретиномоторною реакцией: палочки удлиняются, а колбочки сокращаются (Энгельман, 1885; Герцог, 1905; Диттлер, 1907). Так на адекватный раздражитель началась и соответственная реакция с тем, чтобы распространиться далее в виде нервных сигналов к центрам мозгового ствола.

ЛЕКЦИЯ XXXI

УСЛОВИЯ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ФОТОРЕЦЕПЦИИ

В предыдущей лекции мы видели, что свет производит свое фотохимическое действие только там, где поглощается, т. е. где лучи соответствующей длины волны и частоты колебаний вносят в субстрат свою энергию. Лучи спектра физиологически действуют настолько, насколько поглощаются окрашенными веществами организма. Так образуется «адекватный раздражитель» из внешней среды для физиологического субстрата рядом со множеством других, однородных или весьма близких по природе своей внешних факторов, остающихся индифферентными для физиологического субстрата, поскольку они «неадекватны» для его рецепторов. Такие внешние факторы, которые не находят достаточного доступа в организм, не имея адекватного действия на его рецепторы, остаются, конечно, потенциальными раздражителями и для организма, но обыкновенно уже с другими физиологическими последствиями и другими реакциями животного. Так, не получив доступа для своих дальних влияний с больших расстояний к мозгу животного за отсутствием или выпадом адекватных рецепторов в головных сегментах последнего, железнодорожный поезд может превратиться вдруг и неожиданно для слепого или оглохшего существа в множество разнообразных, безапелляционно срочных, совершенно контактных и принудительно наглядных раздражений, на которые едва останется время для рефлексов и не останется, может быть, времени для превращения этих запоздавших рефлексов в целесообразный защитный акт. Таково значение рецепторов и рецепции с расстояния. Чтобы предупредить через них головной мозг животного о появлении вдали нового предмета, достаточны ничтожно маленькие количества энергии, приносимой световой или звуковой сигнализацией; этих энергий достаточно для того, чтобы начать реакцию в адекватном рецепторе, а через его посредство в головных ганглиях мозга, дабы вызвать в прочих мозговых сегментах сумму подготовительных установок и реакций, обеспечивающих благополучный исход от непосредственного сближения или своевременного расхождения с заранее замеченным предметом. Критический момент заключается в том, найдется ли «адекватный» рецептор для принятия дальнего раздражителя. Несомненно, что адекватный, т. е. оптимальный, раздражитель может вырабатываться из множества потенциальных или индифферентных раздражителей среды по мере подготовки и созревания соответствующего рецептора; также и рецептор становится более или менее адекватным по мере специализации на суженной области восприятия. Из очерка наших представлений о доминанте мы видели, что временно господствующее стационарное возбуждение в нервных центрах может поддерживаться и стимулироваться всяческими, в том числе и индифферентными раздражениями. Очень повышенная местная возбудимость некоторой центральной группы делает ее отзывчивою на самые разнообразные внешние стимулы. Впоследствии, по мере убывания возбудимости в очаге, сфера действовавших на него стимулов суживается, а когда возбудимость только что доминировавшей центральной

группы войдет в прежние границы, из совокупности одинаково действовавших на нее раздражителей выделится и станет перманентной относительно узкая группа раздражений, которая и станет «адэкватною» посреди прочих. Адэкватный же раздражитель, однажды возникнув, будет вызывать прежнюю доминанту в центрах, как своего прямого адресата.

Когда мы говорим об адэкватных световых раздражителях, дело идет о спецификации раздражения прежде всего по положению лучей в спектре, т. е. по длине волны. Гертель (1905) показал, что при одном и том же количестве энергии (судя по термостолбику) лучи света действуют на ткань различно в зависимости от длины волны. Значит, определяющее значение для физиологического действия имеет не количество приносимой раздражителем энергии, но длина волны (частота колебаний). Это оттого, что длиною волны λ решается, будет ли данный световой пучок иметь доступ к специальному физиологическому субстрату. Вопрос о значении количества приносимой с лучами энергии возникает вторично, насколько данные лучи получили доступ к субстрату. При прочих равных условиях сильнее всего на протоплазму действуют ультрафиолетовые лучи (В. и М. Анри, 1912). Принципиально этого можно было ожидать из закона Бунзена и Роско («закона гиперболы»), согласно которому

$$It = \text{const},$$

и с усилением раздражающего фактора время его действия на субстрат может быть соответственно уменьшено для получения такого же эффекта.

Из того же закона гиперболы можно предвидеть такие минимальные времена освещения t, когда физиологического эффекта не получится. Теоретически предвидятся и фактически установлены явления суммации допороговых эффектов: при достаточной частоте колебаний, когда интервалы между импульсами (экспозициями) малы, а эффекты от прошедшей фазы освещения не успевают исчезнуть, эффекты от последовательных экспозиций накапливаются впредь до возникновения сигнализации из сетчатки на центры мозгового ствола.

Ультрафиолетовые лучи, действуя уже на поверхностные ткани, ими же и задерживаются. При их воздействии на ткани сначала имеет место, повидимому, возбуждающее действие, усиленное деление ядер, митогенез, затем паралич. Собственно в глазе возникают тяжелые конъюнктивиты, типичные у работников с названными лучами. Зато роговица задерживает лучи короче 295 $\mu\mu$. Лучи $\lambda = 300 - 400$ $\mu\mu$ абсорбируются хрусталиком и могут вызывать в нем помутнения и катаракты.

Для более наглядного понимания того, как может складываться адэкватное физиологическое действие спектральных лучей, очень поучителен опыт Гертеля. Как мы сказали, лучи с короткими волнами имеют наибольшее физиологическое действие при прочих равных условиях. Неудивительно поэтому, что лучи $\lambda = 280$ $\mu\mu$ убивали бактерий в пробирке в течение 60-секундной экспозиции. В тех же самых условиях лучи $\lambda = 448$ $\mu\mu$ представляются индифферентными — заметного эффекта на бактерии произвести не успевают. Тем более не действуют при тех же условиях приноса энергии лучи $\lambda = 518$ $\mu\mu$. Это — лучи, поглощаемые краскою эозином. Если в пробирку с бактериями прилить раствор эозина, то лучи $\lambda = 518$ $\mu\mu$ убивают прежних бактерий уже через 70″. Это оттого, что, как мы узнали у гистологов, эозин очень жадно окрашивает

протоплазму, и лучи $\lambda = 518$ *мм*, поглощаясь эозином, так сказать, на его плечах входят в протоплазму.

Протоплазма должна войти в такую связь с веществом, обладающим фотодинамическим действием; тогда это последнее сделается фотохимическим сенсибилизатором для протоплазмы.

Отсюда для нас открывается значение пигментов, как абсорбентов света и, в то же время, как сенсибилизаторов протоплазмы к определенным частям спектра.

В дополнение и в параллель тому, что мы выше говорили о ретиномоторных явлениях под действием света, уместно сказать, о так наз. «дерматоптической функции», описанной Рафаэлем Дюбуа (1892). Моллюск *Pholas* имеет сифон, реагирующий на световые лучи; реакция эта начинается от пигментных пятен в кожном покрове. От покровных клеток, содержащих пигмент, отходят сократительные элементы. Поглощение света пигментными пятнами вызывает сокращение в только что названных элементах, которые при этом производят стимулирующие влияния на прилежащие к ним нервные волокна, последние же дают рефлекторные импульсы на сифон. Так, пигмент, избирательно поглощающий из спектра определенные лучи, продуктами своей фотохимической реакции стимулирует ближайшие сократительные элементы с тем, чтобы в следующий момент возникли нервные импульсы и рефлекторное действие.

Мы говорили о «фотохимическом резонансе» пигмента на световой луч, как условии фотодинамической реакции. Это понятие, очевидно, ближайшим образом связано с понятием адэкватного раздражения. В каком смысле, однако, говорим мы здесь о резонансе? В том ли смысле, как мы употребляли этот термин применительно к совозбуждению одного нервного элемента в ответ на ритмическое возбуждение другого? Я думаю, для вас совершенно ясно, что резонанс в случае адэкватного фотодинамического стимулирования нельзя понимать, как синхронизм физиологической лабильности с волновыми колебаниями светового луча. Здесь совсем другие порядки величины периодов и их частот. Дело идет в данном случае о молекулярном и электронном резонансе. Когда период световых волн равен свободному периоду электронов, эти последние приводятся световыми колебаниями в усиленные колебания, и энергия, приносимая светом, при этом поглощается. Таким образом, белый свет лишается как раз тех волн, период которых совпадает с периодом электронов, поглотивших световую энергию в порядке резонанса и согласно закону Кирхгофа.

В наше время можно слышать термин «возбуждение» в словоупотреблении физиков. Физиологическое понятие перешло в практику той новой дисциплины, которую с некоторого времени стали называть химической физикой. Говорят о возбужденном состоянии молекулы, переживаемом этою последнею под влиянием поглощенной ею энергии. В этом смысле можно говорить о том, что под влиянием поглощаемого света происходит возбуждение молекул прежде всего в пигменте, затем в дальнейшей химической динамике веществ в тканевых клетках. Что может происходить с субстратом, поглотившим свет? Возможно: а) изменение светопоглощающих свойств частиц, деформации электронных оболочек, сопротивления и б) изменение числа частиц, их диссоциации, ассоциации и т. д. Говоря вообще, поглощая энергию, молекула изменяет свой «энергетический уровень», который характеризуется вращениями молекулы, колебаниями атомных ядер в молекуле, электронными вращениями около атомных ядер. Изменение энергетического уровня соответствует поглощенной энергии и возбуждению молекулы. Если W_1—исходный энергетический уровень,

а W_2 — энергетический уровень после поглощения некоторого количества света, то $W_2 - W_1 = h\nu$, где $h = 6{,}55 \times 10^{-27}$ эрг-сек (постоянная Планка), а ν — частота колебаний. Возвращение к «покою» молекулы достигается отдачею излучением того количества энергии, которое было принято. Здесь возможны такие теоретически предвидимые случаи:

1. Путем абсорбции принято $h\nu_0$ энергии, причем возбуждение молекулы дошло до уровня $h\nu_1$, а успевает отдаваться $h(\nu_0 - \nu_1)$; это значит, что будут отдаваться добавочные спектральные полосы сниженного числа колебаний, т. е. сдвинутые к красному флангу спектра; здесь мы имеем так наз. стоксовы линии, соответствующие волнам, испускаемым флуоресценцией, которые всегда длиннее возбуждающих.

2. Путем абсорбции принято $h\nu_0$ энергии, до этого молекула имела в себе возбуждение $h\nu$, а отдать она успевает всю эту сумму $h(\nu_0 + \nu_1)$; это значит, что будут отдаваться добавочные спектральные полосы, на этот раз увеличенного числа колебаний, т. е. сдвинутые к фиолетовому флангу спектра. Это так наз. антистоксовы линии.

Значит, можно предвидеть и здесь преобразования волнового ритма при передаче через промежуточное звено и притом как в сторону затягивания и «угнетения», так и в сторону учащения и экзальтации.

Если дело идет о разрушении молекул пигмента под действием поглощаемого света, то оно достигается при условии

$$N_0 h\nu \geqslant u,$$

где N_0 — постоянная Авогадро, а u — энергия, требующаяся для разложения частицы.



Рис. 39. Кружки Гельмгольца.

Может ли световая энергия служить мерой возбуждающего действия для оптического рецептора? Положительный ответ на этот вопрос в высокой степени упростил бы теорию зрительной рецепции, — этим надо объяснить стремление учебников говорить о «принципе Тальбо (Talbot)», как доказанной закономерности. Принцип этот гласит, что «сила светового впечатления зависит просто и единственно от суммы световой энергии за данный интервал времени», все равно — приходит ли она мельканием или постоянным потоком.

Уже Брюкке (1864) нашел, что умеренная частота 17,6 в секунду, не доходящая до получения слитного впечатления, дает наибольшее световое ощущение.

Эббеке (1920) показал, что при умеренной частоте мелькания степень освещения кажется больше, чем при снижении частоты раздражающих колебаний или при их слиянии. Если сила света невелика (комнатное освещение), ритмическое затемнение определенной частоты приводит к наибольшему впечатлению света.

Проверка принципа Тальбо легко достигается диском с концентрическими кругами, на которых вычерчены рядом расположенные полосы с чередованием белых и черных секторов (рис. 39), суммы площадей которых в каждой концентрической полосе находятся в отношении 1 : 1, но так, что лишь в ближайшем к центру круге мы имеем непосредственно $^1/_2$ белого и $^1/_2$ черного, рассеченные диаметром. В следующих полосах мы имеем $^1/_4 + ^1/_4 + ^1/_4 + ^1/_4$, потом $^1/_8 + ^1/_8 + ^1/_8 + ^1/_8 + ^1/_8 + ^1/_8 + ^1/_8 + ^1/_8$ и т. д. Когда диск приводится в быстрое вращение, смотрят, получается ли сплошной серый круг одинакового освещения для всех полос

или будут намеки на возникание более светлых полос соответственно фактической частоте мельканий в них.

Подобно Эббеке, и Пьерон (1927) отметил усиливающее влияние мелькания для светового восприятия по сравнению с впечатлением от раздражения неколеблющимся светом той же суммарной энергии.

Как и в других областях учения о физиологических раздражителях, величина эффекта от светового раздражения зависит не от суммарного количества затраченной энергии раздражения, но от порядка и ритма его действия на субстрат. Мы вспоминаем при этом о колебаниях возбудимости и об изменчивой лабильности субстрата, как об ограничивающих факторах стимулирующего действия раздражителя. Со своей стороны я полагаю, что здесь перед нами и убедительный случай для того, чтобы видеть новые практические основания, побуждающие тщательно различать физиологическое значение, с одной стороны, возбудимости, с другой — лабильности субстрата. Мы видели по поводу фотохимического действия света на зрительный пурпур, что физиологический эффект несомненно зависит от количества энергии, которую успевают принять от раздражителя светочувствительные элементы сетчатки. Нет сомнения, что и сила раздражителя имеет определяющее значение для наступления физиологического эффекта и для его порога. Но сверх того мы видим, что, кроме параметров энергии и силы раздражения, физиологический эффект в чрезвычайной степени определяется еще частотою приходящего раздражения и частотою, с которой субстрат способен на него отвечать. Значит, лабильность субстрата, скорость законченного протекания в нем отдельного эффекта возбуждения имеет значение вполне самостоятельного параметра, конкретно определяющего течение физиологического эффекта. И если на лабильность субстрата посмотреть более глубоко, видеть за нею вообще скорость элементарных реакций в физиологическом субстрате, то она окажется еще более решающим физиологическим параметром, чем энергия или сила раздражителя. Вспомним, что само количество энергии, которое успеет принять сетчатка под действием света, зависит от длины волны действующих световых лучей, т. е. от того, в какой мере данный световой луч вызовет фотохимический резонанс в субстрате сетчатки, или, что то же самое, с какими скоростями протекают электронные реакции в веществе светочувствительного пигмента. В таком случае в зависимости от лабильности и на ее плечах происходит и накопление принимаемой энергии вплоть до наступления порога для развернутой физиологической реакции, подлежащей непосредственной регистрации.

Реакция, начатая в клетках фотохимическим эффектом, сигнализируется далее через нервные пути и проводящие нервные звенья к ганглиозным станциям мозгового ствола. Как осуществляется такая сигнализация?

Когда дело идет о наиболее деликатных реакциях физиологического субстрата, которые были бы доступны и удобны для непосредственной регистрации и измерения, то таковыми являются, в первую очередь, электрические реакции. Мы видели, какую великую службу сослужили электрофизиологические методы в других областях физиологии. Надо ожидать, что они способны будут раскрыть многое и в области физиологической оптики.

Ориентирующие данные относительно электрофизиологических явлений в глазе по поводу его освещения были получены Гольмгреном во второй половине 60-х годов прошлого столетия. Если отвести к гальванометру роговицу и ствол зрительного нерва, последний окажется электроотрицательным. Но если первый электрод с роговицы перенести на заднюю поверхность глазного яблока, ствол зрительного нерва окажется уже электроположительным. В изолированной лягушечьей сетчатке периферия оказывается электроотрицательной относительно места вхождения зрительного нерва; внешняя поверхность сетчатки оказывается электроположительной относительно внутренней поверхности ее. Такой покоящийся ток при внезапном переходе от темноты к свету или от света к темноте дает место колебанию, напоминающему ток действия. На лягушечьем глазе внезапное освещение, после короткого скрытого периода, производит положительное колебание покоящегося тока, достигающее через несколько секунд максимума, а во все остальное время освещения медленно убывающее. Внезапный переход к темноте ведет к новому положительному колебанию, медленно сходящему на нет. На глазах рептилий, птиц и млекопитающих тот же ученый обнаружил отрицательные и положительные колебания по поводу внезапных освещений и затемнений. Пипер в 1905 г., пользуясь современным гальванометром, сопоставил электрофизиологические реакции в сетчатках различных животных. Они представлены в прилагаемой схеме (рис. 40). Белые полосы соответствуют интервалам освещения, черные— интервалам затемнения. Шкала наверху дает время в 0,1 сек. Строка *a* дает эффект от быстрого освещения глаза голубя: на свет отрицательное и положительное колебание, на темноту положительное колебание. Строка *b* — то же при более продолжительном интервале освещения. Строка *c* — краткий период затемнения после предварительного продолжительного освещения. Строка *d* — глаз кролика; положительное колебание на освещение, затем слабое отрицательное колебание, переходящее в новое небольшое положительное колебание с переходом в темноту, в течение которой углубляется отрицательное колебание. Строка *e* — освещение глаза *Eledone* (головоногого моллюска): длительный скрытый период, затем положительное колебание, с переходом в тень опять скрытый период с последующим возвращением к начальному уровню.

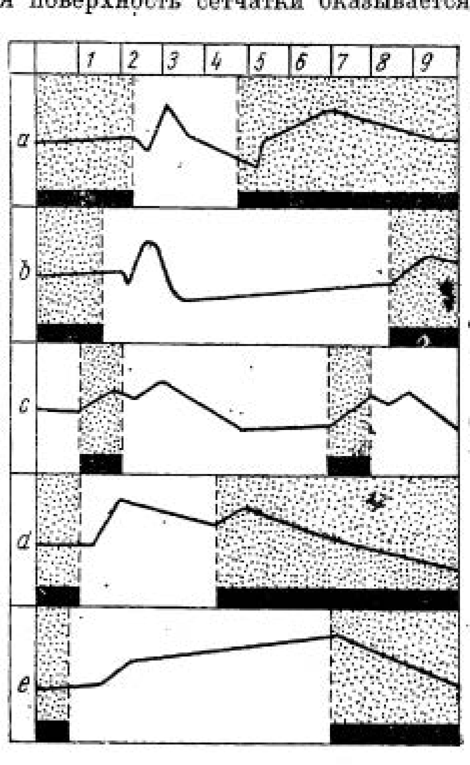


Рис. 40. Электрические реакции сетчатки при освещении и затемнении (по Пиперу).

Пипер мог заметить, что **в сетчатках птиц с дневным зрением наиболее значительные электрические колебания получаются при освещении спек-**

тральными лучами с большими длинами волны, тогда как величины электрических колебаний убывают с переходом к зеленым и синим частям спектра. У птиц с ночным зрением наибольшие колебания получаются именно для зеленых и синих лучей.

Очень поучительные сведения о природе и ходе развития электроретинограммы были добыты в 1914 и в 1921 гг. Ф. Г. Фрелихом. Подвижный гальванометр обнаруживает, что непрерывный интервал раздражения светом вызывает колебательный ряд токов действия. В то время, как световой поток продолжает раздражать с прежней силой, токи действия сетчатки убывают как по амплитудам, так и по частоте. Дело идет о местной адаптации раздражаемого места сетчатки к действию раздражителя, и типичная адаптация ведет, как выше мы отмечали, к установке нового нулевого уровня, приведя постепенно к нулю возбуждающее действие монотонного раздражителя. Следующая таблица показывает, как изменяются вольтаж и частота токов действия сетчатки по мере адаптации к свету.

Раздражения	Электродвигательная сила токов действия	Число токов действия за интервал 0,2"			
1	5,2 mV	11	11	11	11
5	3,8 »	11	9,5	8,5	8,5
10	3,1 »	9	8,5	8	8
15	2,8 »	9	8	8	8
20	2,6 »	9	7	7	7

Лучи, дающие при адаптации наибольшее ощущение света, дают и наибольшую электродвигательную силу токов действия. Амплитуды токов действия наибольшие днем для оранжевых лучей, в сумерки для сине-зеленых лучей.

Электродвигательная сила, частота и амплитуда токов действия зависят от длины волны раздражающих лучей и от силы действующего света. Специальное значение длины волны сказывается в том, что частота и амплитуда токов действия остаются различными и тогда, когда раздражения подобраны так, что по электродвигательным эффектам они равны между собою. Для основных цветов спектра получаем такие характеристики соответствующих токов действия.

Цвет раздражающих спектральных полос	Токи действия		
	частота	энергия	абсорбция
Красный	наименьшая	наименьшая	наименьшая
Зеленый	средняя	средняя	средняя
Фиолетовый	наибольшая	наибольшая	наибольшая

В последнее время анализом электроретинограммы в новой технике занимался Гранит. При внезапном освещении после очень короткого скрытого периода возникает слабая электроотрицательная волна *a*, свидетельствующая о возникновении отрицательного заряда в заднем отделе глазного яблока. Затем наступает очень краткая позитивная волна *b*,

а за нею слабая позитивная же волна *c*. С прекращением освещения наступает новый скрытый период и новая позитивная волна *d*. Знак отдельных колебаний в электроретинограмме зависит от перемещения процесса возбуждения через последовательные проводящие звенья в слоях сетчатки, начиная с фоторецептивного эпителия по направлению к ганглиозному слою. Пока фоторецептивные клетки электроотрицательны в отношении к клеткам ганглиозного слоя, дело идет о непосредственном возбуждающем действии света на палочки и колбочки. Когда возбуждение переходит в слой ганглиозных клеток, фоторецептивные элементы становятся электроположительными в отношении ганглиозных клеток, и фоторецепция сетчатки испытывает в это время торможение. Эффект возбуждения, наступающий при внезапном затемнении, возникает, повидимому, не в тех элементах, в которых наступало возбуждение при внезапном освещении. Он может возникать в ганглиозном слое. Если сопоставить кривые фотохимической абсорбции света и кривые электрофизиологического действия отдельных участков спектра, то оказывается, что имеется более точное совпадение их для лучей с большими длинами волн, тогда как для лучей с короткими волнами наблюдаются расхождения. Мерцания и блеск производят больший электрофизиологический эффект, чем это следовало бы ожидать по фотохимической реакции (Бартлей, 1937—1938).

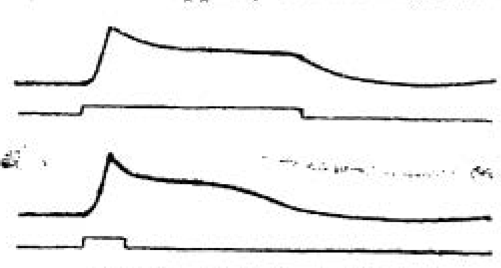


Рис. 41. Объяснение в тексте.

В связи с электрофизиологическим эффектом фоторецепции представляет высокий интерес наблюдение над продолжительностью светового впечатления у человека. Световое впечатление характеризуется значительной инерцией: однажды вызванное, оно имеет тенденцию задерживаться в оптическом приборе в порядке следового эффекта. После скрытого периода, который, впрочем, не уловим в порядке самонаблюдения, наступает зрительное впечатление с тремя фазами (рис. 41):

1) нарастание с коленцем разной продолжительности для разных цветов,
2) более или менее стационарное состояние и
3) ниспадение впечатления.

Впечатление от электрической искры длится до $^1/_3$ секунды, тогда как физическая ее длительность в 100 000 раз короче.

На этой тенденции сетчатки *задерживать следовые впечатления от кратких световых раздражений* основывается построение *стробоскопа*. Быстро следующие друг за другом краткие рецепции успевают сливаться своими следами в зрительном приборе, причем слияние происходит тем легче, чем менее ясно видение и чем длительнее впечатление. В сумерки успевают слиться в сплошное впечатление уже 20 последовательных восприятий в секунду, тогда как при сильном свете для слияния требуется до 50 последовательных восприятий в секунду.

Очень интересен феномен *Гельмгольца-Фехнера*. В зависимости от скорости мелькания в кружках *Тальбо* (здесь полезно взять побольше концентрических кружков) наблюдается почему-то окраска в концентрических полосах при всем том, что на самом деле полосы эти содержат только белые и черные интервалы. Дело объясняется, пови-

димому, тем, что скрытые периоды и ход нарастания впечатлений от лучей разной длины волны (разного цвета) различны. Если ход нарастания цветных впечатлений отвечает приблизительно приведенной схеме (рис. 42), то при продолжительности каждого из мельканий менее 10 σ будет получаться равномерное смешанное влияние на сетчатку трех цветных раздражений и в результате будет получаться бесцветное серое впечатление. При продолжительности каждого из мельканий свыше 10 σ начинается расхождение в нарастании цветных впечатлений, эффект от красных лучей начинает нарастать круче по сравнению с прочими, и при мелькании с интервалами освещения несколько большими 10 σ начинается в сером, до сих пор бесцветном, тоне преобладание красноватого оттенка. При дальнейшем увеличении длительности интервала освещения будет успевать складываться влияние зеленого, которое переходит к более острому нарастанию позже, но нарастает круче, чем влияние красного. Еще при большей длительности интервала освещения начнет сказываться крутое нарастание впечатления от синего. Далее будет получаться впечатление белого. В общем порядке возрастающей частоты мелькания можно ожидать получить последовательный ряд таких оттенков в концентрических полосах Тальбо: белый ⟶ синий ⟶ зеленый ⟶ красный ⟶ бесцветный. Мы имеем здесь, так сказать, физиологическое разложение света на спектральные компоненты в зависимости от разных скоростей нарастания впечатлений от различных расцветок.

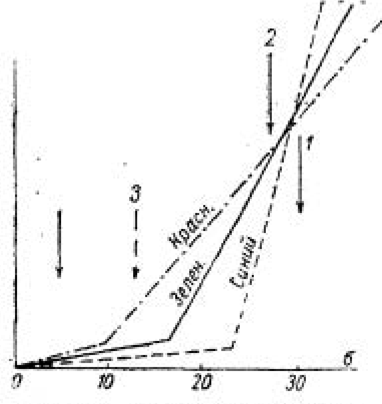


Рис. 42. Объяснение в тексте.

Физическое разложение света на спектральные компоненты достигается, по Ньютону, посредством призмы, преломляющей под разными углами лучи различной длины волны.

Можно говорить также о физическом и физиологическом собирании спектральных компонентов в белый свет. Когда мы доведем до совпадения в одном и том же луче монохроматические компоненты из ряда призм, то получим физическое слияние цветов до белого, по Ньютону. Если заставим сливаться последовательные впечатления сетчатки от вращающихся кругов Максвелла с секторами различной расцветки, получим физиологическое слияние цветных впечатлений до белого, вследствие инерции цветных впечатлений в зрительном приборе.

Как при физическом, так и при физиологическом собирании спектральных цветов можно убедиться во взаимном погашении цветов «дополнительными» компонентами. Прибавляя к тому или иному цвету дополнительный, получаем сначала «разбавление», а затем приближение к белому. Подбирая к любому данному цвету разбавляющий «дополнительный», можем убедиться в существовании бесчисленного множества взаимно-дополнительных пар:

красный	⟷	зелено-голубой
оранжевый	⟷	голубой
желтый	⟷	индиго-синий
желто-зеленый	⟷	фиолетовый и т. д.

Зеленый цвет не имеет дополнительного и требует для погашения красных и фиолетовых компонентов.

И ф и з и ч е с к и и ф и з и о л о г и ч е с к и можно обойтись тремя цветами, чтобы получить прочие. Эти цвета: к р а с н ы й, з е л е н ы й и ф и о л е т о в ы й.

Особое физиологическое значение этих трех цветов среди прочих цветов спектра можно усматривать в том, что

а) и физически и физиологически можно получить из их смешения белый;

в) так наз. феномен Б р ю к к е - Б е ц о л ь д а отмечает, по мере ослабления силы освещения, переход расцветки видимого спектра перед ее угасанием к остаточной слабой трехцветной окраске, именно красной, зеленой и фиолетовой с выпадом промежуточных;

с) наиболее частые случаи цветной слепоты характеризуются остаточной способностью различения только красного, зеленого и фиолетового сигнала, тогда как вместо желтого получается впечатление «красно-зеленого», а вместо синего — впечатление «зелено-фиолетового».

Изучая вопрос о цветном различении в сравнительно-физиологической перспективе, И д р и д ж Г р и н в 1916 г. пришел к мысли, что цветная рецепция возникает постепенно путем филогенетической дифференцировки из свето-теневой рецепции палочкового типа. На пути такой дифференцировки становится доступным сначала различение лишь крайних цветов: красного и фиолетового; между ними вырабатывается затем аппарат для различения зеленого и, наконец, в дальнейшей дифференцировке рецепторов появляются новые специальные приемники для различения желтого и синего. Организм постепенно вооружается для все более дифференциальной и углубленной рецепции своей среды.

ЛЕКЦИЯ XXXII

ТЕОРИИ ЦВЕТНОГО ЗРЕНИЯ

Теперь мы должны перейти к т е о р и я м ц в е т н о й р е ц е п ц и и, и первая из них, классическая теория Т о м а с а Ю н г а (1807) и Г е л ь м г о л ь ц а (1852) для нас уже не будет представляться неожиданной после того, что мы видели до сих пор. Эту первую теорию цветного зрения мы запомним под именем т е о р и и т р е х к о м п о н е н т о в. Предполагается, что кроме рецептора со зрительным пурпуром, специализированного на различении свето-теней, имеются в сетчатке еще три рода рецепторов, возбудимых специально и в отдельности лучами красными, зелеными и фиолетовыми в непосредственной зависимости от соответствующих длин световой волны для каждого из соответствующих спектральных районов (рис. 43). Равномерное раздражение и возбуждение всех трех компонентов дает рецепцию белого. Если расстраивается один из этих фоторецепторов, остальные дают одностороннее окрашенное поле. Дело идет о т р е х ф о т о х и м и ч е с к и х р е ц е п т о р а х, или о т р е х р а з л и ч н ы х т е р м и н а л ь н ы х п р и б о р а х в колбочковом аппарате сетчатки. Основным затруднением для принятия этой теории является факт существования таких форм цветной слепоты (ахроматопсии), при которых остается различение желтого и синего, но нет различения трех «основных» цветов или нет различения специально красного и зеленого. Затем чрезвычайное затруднение в том, что при частичной ахроматопсии остается рецепция белого! Его не должно было бы быть,

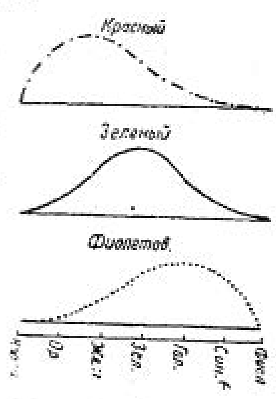


Рис. 43. Схема «трех компонентов» Г е л ь м г о л ь ц а.

когда отсутствуют его компоненты или хотя бы один из компонентов. Приходилось допускать особые рецепторы для рецепции «бесцветного» и для рецепции «белого».

По замыслу своему теория трех компонентов представляет, однако, большой интерес и в наше время, предполагая для каждого из районов спектра рецепторы фотохимической природы, возбуждающиеся оптимально световыми колебаниями определенной частоты. Нарисованные выше три площади цветного восприятия изображают оптимумы возбуждения для компонирующих рецепторов в районах возрастающей частоты колебаний вдоль по спектру.

В 1519 г. Леонардо да Винчи отметил явления положительных и отрицательных следов зрительного восприятия. Явления эти хорошо известны вам из самонаблюдения. Если фиксировать зрение в течение некоторого времени на белой фигуре посреди черного фона и внезапно закрыть глаза, то можно заметить, что в глазах остался некоторый зрительный след от только что действовавшего светового раздражения, и след этот может быть двояким: если фиксирование взора на белом предмете было непродолжительно, то и в следовом образе можно будет различить белый же отпечаток фигуры на темном фоне; если же фиксирование взора на предмете было продолжительно, то в следовом образе закрытый глаз видит как раз обратные отношения между предметом и его фоном: получается темная фигура на светлом фоне. Подобные следовые образы получаются и для цветного зрения, когда мы фиксируем взор, например, на электрических лампочках различной окраски. При этом следовой образ может быть или воспроизведением той расцветки предмета и фона, какая виделась в действительности (например, красная лампочка на фоне окружающей темноты), или извращением окраски с переводом ее в расцветку «дополнительную» (зелено-голубая лампочка на красновато-темном фоне). Иоганн Мюллер и Фехнер рассматривали эти явления, как выражения одностороннего местного утомления сетчатки под действием одного из пары дополнительных цветов. Надо здесь отметить в особенности то обстоятельство, что положительный след тем продолжительнее, упорнее и выразительнее, чем сильнее было раздражение. Казалось бы, надо ожидать обратных отношений, если бы дело шло об утомлении! Затем при более продолжительном фиксировании взора на электрических лампочках можно заметить, что следовой образ, держащийся в глазе более продолжительное время, может менять свою расцветку несколько раз, переходя последовательно от одной дополнительной расцветки к другой.

Явления эти обращают на себя внимание в особенности тем, что они говорят о значительной инерции возбуждения в нервных элементах сетчатки, а затем о замечательной увязке нервных реакций по контрасту, вроде той, которая открылась нам в свое время в нерве при его электротоне. Как помните, при замыкании раздражающего гальванического тока возбуждение появляется у того электрода, где находится катод, а на аноде в это время и проводимость и раздражительность угнетаются, или даже уничтожаются. При размыкании тока возбуждение родится там, где был анод, а на катоде в это время происходит угнетение проводимости и возбудимости. Вот подобный, или такой же, контраст по одновременности и по последовательности возбуждающих и угнетающих влияний открывается нам в элементах сетчатки. Только в сетчатке дело идет о контрасте свето-теневых и цветных рецепций. Мы имеем как бы попарную увязку реакций: если вызвана одна, то другая — контрастная — сопровождает ее само собою. Такие сопряженные контрастные реакции отмечались неоднократно и для реакций в коре больших полу-

шарий. В своих «Лекциях о работе больших полушарий» (1927 г.) И. П. Павлов сближает непосредственно сопряженные реакции в коре с контрастными реакциями в области органов чувств. «Ясно, — говорит он, — что явления взаимной индукции (в коре) вполне совпадают с большой группой контрастных явлений, изученных в теперешней физиологии органов чувств, и еще раз показывают, как объективное изучение на животных успешно захватывает то, что ранее считалось доступным только субъективному изучению».

В близкой связи с инерционными явлениями в нервных элементах сетчатки и с контрастными влияниями ее отдельных участков один на другой стоят явления, давно описанные в физиологической оптике под именем «иррадиаций» в сетчатке. Я имею в виду впечатления от белого квадрата на черном фоне, черного квадрата на белом фоне, белого квадрата на цветных фонах. Светлые предметы представляются большими по размерам и более светлыми, когда рассматриваются на темном фоне. Окружающий фон весьма выразительно влияет на рецепцию предмета, на нем рассматриваемого. Если фон окрашен, то бесцветный предмет, на нем рассматриваемый, окрашивается для глаза в цвет, по отношению к фону дополнительный. Нарезав из одного и того же серого листа бумаги квадратные кусочки, разложим их на красную, желтую и синюю бумагу; серые кусочки приобретут соответственно оттенки зеленый, синий и желтый. Эти контрастные влияния фона на рассматриваемый предмет заметны еще выразительнее, когда рассматриваемый квадрат со своим фоном будет покрыт папиросной бумагой. Неполная отчетливость геометрических границ и контуров предмета способствует «иррадиации» и контрастным влияниям по сетчатке.

Как толковать эти явления? Гельмгольц был склонен понимать их, как влияние кругов рассеяния на сетчатке (I), получаемых в ней вместо точечных изображений всякий раз, как предмет рассматривается не совершенно в фокусе. С этой точки зрения явления эти не связаны с инерцией возбуждения и световых впечатлений в сетчатке; сказывается тенденция рассмотреть явление по возможности независимо от влияний времени и длительности процессов, а только в геометрических его условиях. Если это возможно для контрастов по одновременности, то вряд ли возможно для контрастов по последовательности. Повидимому, неизбежно приходится принимать во внимание закономерности развития процесса возбуждения во времени, те чисто физиологические зависимости контраста, которые приоткрываются по поводу Пфлюгеровских наблюдений над электротоном или по поводу наблюдений Н. Е. Введенского над периэлектротоном. Тогда мы переходим от воззрений Гельмгольца к пониманию контрастных явлений по Плато: этот автор видел в них влияния совозбуждений в соседних частях сетчатки (II). Наконец, Эвальд Геринг, склонный усматривать в основе физиологических процессов принципиально колебание во времени в сторону преобладания то ассимиляционных, то диссимиляционных процессов, усмотрел и в явлениях оптического контраста выражение того же общего закона. В основе тех взаимно дополнительных пар свето-тени и цветов, которые побуждают говорить о контрастных явлениях, Геринг предположил противоположно направленные химические процессы: в каждой паре дополняющих друг друга рецептивных процессов скрывается диссимиляторно-ассимиляторное колебание. Черный след вызывается предыдущим белым образом именно потому, что раздражение белым вело к возбуждению, т. е. к диссимиляции, за последнею же должна последовать ассимиляция, т. е. восстановление истраченного, пока же она длится, соответствующие элементы

сетчатки переживают впечатление черного. Подобно этому красное — возбуждает, т. е. диссимилирует, а зеленое — успокоивает, т. е. связано с ассимиляцией; и также желтое — возбуждает, т. е. диссимилирует, а синее — успокаивает, т. е. связано с ассимиляцией. В результате получается так наз. «Gegenfarbentheorie», которую мы запомним в сопоставлении с предыдущей теорией Юнга-Гельмгольца, под именем теории трех контрастов. В основе ее лежит допущение трех фоторецепторов в двух противоположных состояниях (см. рис. 44).

Как видим, теория Геринга избегает затруднений касательно возможности восприятия белого при ахроматопсии. Затем, в пользу особого положения рецепторов для красного и желтого говорит, как будто, тот факт, что так наз. дальтонизм, или избирательная слепота на отдельные цвета, чаще всего появляется по парам: если слепота на красное, то и на зеленое, если слепота на желтое, то и на синее. Дальтонизм получил свое название от имени известного химика Дальтона, описавшего его в 1798 г. на основании самонаблюдения. Он не различал красного. Из точно описанных случаев дальтонизма следует, что преобладает красно-зеленая слепота. Она влечет у подверженных ей людей неразличение и смешивание светлокрасного с темнозеленым или темнокрасного и светлозеленого. Гораздо реже слепота на желтое, связанная с неразличением в области желто-зеленых и зелено-синих частей спектра. Дальтонизмом страдают до 3—4% мужчин и до 1—1,5% женщин.

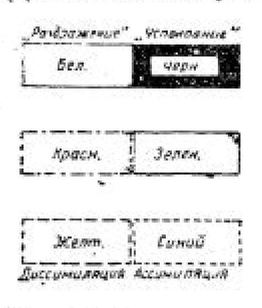


Рис. 44. Схема «трех контрастов» Геринга.

Теория Геринга пользовалась большим успехом. Она импонировала своими оригинальными обобщениями, неожиданными упрощениями и сближениями, как, например, ближайшим аналогированием контраста «ассимиляция — диссимиляция» с контрастом «торможение — возбуждение» и с контрастом дополнительных цветов. С точки зрения тех, кто считает, что задачею естествознания является сведение явлений к минимуму факторов и так наз. «экономия мышления», теория, которой удастся правдоподобно свести всю обширную область фоторецепции к работе трех факторов, должна представляться большим достижением.

Однако, можно сомневаться в том, будто нормальная задача естествознания заключается в упрощении, экономии, или комфорте мысли. Все это хорошие вещи, но они не могут служить критериями правильности теории. Позволительно думать, что задача естествознания заключается в действительном распознавании того, что есть, во всей сложности и содержательности, независимо от удобств или неудобств кабинетной мысли. И с этой стороны концепция Геринга продолжает стоять перед неизменными возражениями: a) в действительности дополнительных хроматических пар мы имеем не три и не две, как предполагает теория, а бесчисленное множество, как это мы уже видели выше по поводу физиологического и физического собирания спектральных цветов; b) зеленый цвет не имеет дополнительного и требует для компенсации смеси красного и фиолетового; c) рецепция зеленого и синего электрофизиологически связана не с успокоением или бездействием элементов сетчатки, но как-раз с появлением более частых и высоких токов действия в сетчатке; наконец, d) самое принципиальное сближение между

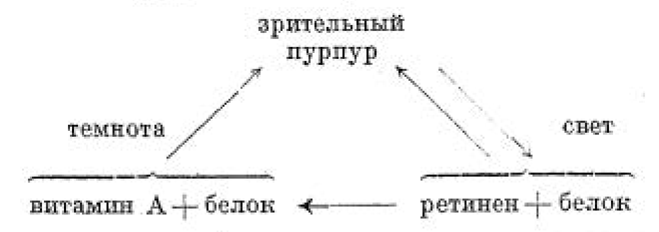
контрастами «раздражение ⇄ успокоение», «возбуждение ⇄ торможение», «диссимиляция ⇄ ассимиляция» является совершенно спекулятивным философским построением, опирающимся на искаженную редакцию идеи Клода Бернара о принципиальном динамическом равновесии процессов ассимиляции и диссимиляции.

Впрочем, что касается сокращения числа факторов, необходимых и достаточных для интерпретации опыта, то это искание законное и в этом отношении представляют чрезвычайный интерес новейшие попытки дать унитарную теорию. То, что будет излагаться далее, должно быть противопоставлено и теории Юнга-Гельмгольца и теории Геринга, именно как унитарная теория цветной рецепции. У нас был случай упоминать, что Гартен, а затем Тренделенбург обратили внимание на то, что зрительный пурпур под влиянием света может переходить в зрительную желть и в зрительный белый. Следовательно, зрительный пурпур не имеет постоянных и вполне изолированных полос поглощения. При достаточной концентрации он может поглощать более или менее по всей длине спектра. При очень больших разбавлениях он поглощает лишь крайние лучи. Если зрительный пурпур вырабатывается в особенности в палочках, то из них распространяется уже в более или менее разбавленном виде в аппарат колбочек, диффундируя до *fovea centralis*. Отсюда Вейгерт (1922) развил представление, согласно которому зрительный пурпур есть не устойчивый химический индивидуум, но подвижное сочетание веществ, которое в малых концентрациях реагирует дифференциально на лучи разной длины. Небольшие количественные сдвиги в составе смеси могут влечь значительные качественные изменения в фотохимических процессах и в ходе поглощения спектральных лучей.

На первый взгляд эта концепция может показаться неожиданной физически. Она требует пояснения на модели. Хорошая модель явлений этого рода может быть получена следующим способом. Возьмем смесь десятипроцентного пирогаллола 10 см³, десятипроцентного поташа 20 см³, формалина 10 см³, и будем постепенно прибавлять в темноте тридцатипроцентную H_2O_2 до 30 см³. При этом получаются вспыхивания оранжевого и красного оттенков, т. е. переход химической энергии в физический процесс излучения. Эти реакции излучения усиливаются, если присутствуют лучи тех же длин волны, приходящие из постороннего источника. Таким образом, когда поглощающим фактором является не устойчивое индивидуальное вещество, действующее наподобие окрашенного стекла, но подвижная химическая реакция, возможно получить переменное излучение и поглощение света в зависимости от фазы развития реакции.

В настоящее время более или менее точно изучен ход реакций разложения зрительного пурпура, их продукты и условия ресинтеза исходного пигмента. Скорости отдельных реакций этого процесса «выцветания» и ресинтеза изменчивы в зависимости от pH и от температуры. В общем под влиянием света происходит расщепление зрительного пурпура на белок, весьма постоянный по своему составу, и зрительную желть («ретинен»), являющуюся липоидом, который при дальнейшем действии света переходит в зрительный белый. Ресинтез в тени, имеющий адаптационное значение, стимулируется присутствием витамина А. Поэтому при отсутствии в пище каротиноидов и при недостаточном питании наступает нарушение адаптационной способности в тени и «куриная слепота». Но ресинтез пурпура из ретинена и белка возможен и на свету и может тогда итти без каротиноидов.

В общем этот цикл реакций расщепления и ресинтеза зрительного пурпура может быть представлен так (Уолд и Кларк, 1937—1938):



Рядом с принципиальной возможностью того, что один и тот же зрительный пурпур (родопсин), изменяя свои концентрации по мере диффундирования из палочек в колбочки, приобретает способность поглощать другие лучи спектра, его продукты разложения (ретинен и зрительный белый) являются поглотителями света уже с новыми свойствами. Сверх того, в колбочках принимается присутствие особого пигмента кодопсина.

ЛЕКЦИЯ XXXIII

БИНОКУЛЯРНОЕ ЗРЕНИЕ

Когда мы рассматриваем в отдельности химическую сторону фоторецепции, диоптрические условия проникания света до светочувствительных элементов сетчатки или даже условия восприятия образов одним глазом в целом, то мы подходим к физиологии зрения все еще в более или менее значительной абстракции, отрывая отдельные его стороны от зрительного поведения животного или человека в целом. Поэтому могут возникать неразрешимые вопросы и затруднения только оттого, что при таком абстрактном подходе к вещам неизбежно уходят из-под наблюдения ряды зависимостей и факторов, которые на самом деле могут играть решающую роль в конкретном применении зрительного прибора. В условиях монокулярного зрения может показаться неразрешимой загадкой, как и почему в физиологической норме мы улавливаем все-таки прямые, не кувыркнутые зрительные изображения при всем том, что диоптрика отдельного глаза побуждала бы думать, что изображения на сетчатке, как и на задней стенке камеры-обскуры, должны быть обратные. Дело в том, что рецепция отдельным глазом в действительности никогда не действует абстрактно, т. е. в оторванности от одновременной работы другого глаза и от одновременных показаний других рецепторов. Зрение предполагает с самого начала увязку и с вестибулярными реакциями и с тактильной рецепцией. А именно там начинается первая ориентировка в реальном физическом пространстве и в положении воспринимаемых форм. Восприятие отношений: «верх — низ», «дальше — ближе», «справа — слева» — дается не сразу. В первые недели жизни младенец знакомится с миром на запах, на вкус, на ощупь, прикасаясь к соскам матери, ее лицу, рукам. Основой для ознакомления с пространством в его неразрывной спаянности со временем служат, во-первых, постепенно развивающаяся и закрепляющаяся способность маленького наблюдателя удерживать позицию головы и тела с ориентировкою относительно направления силы тяжести; во-вторых, одновременно и совокупно протекающие рецепции химические, тактильные и проприоцептивные, накопляющиеся по поводу влечений и импульсивных движений ребенка в ближайшей среде. Мы с вами рассматривали те физиологические условия, которые нужны для выработки способности удерживать «нормальное положение головы в пространстве». Эта способность связана с развитием вестибуляр-

ного аппарата во внутреннем ухе и с постепенным усовершенствованием тонических проприоцептивных рефлексов, обеспечивающих устойчивость позы тела молодого наблюдателя. Насколько этому последнему начинает удаваться удерживать более или менее устойчивую и неподвижную позу, для него впервые открывается возможность различить, как долго придется тянуться до пахучего предмета, чтобы достать его, т. е. как далеко от исходной позиции наблюдателя лежит привлекательный предмет, а затем как долго и далеко пришлось бы тянуться до него не только в глубину, но также в стороны, вверх или вниз, или прямо перед собою. Нужно совершить немалый путь онтогенетического развертывания нервной системы и ее рецепторов прежде, чем станут доступными различение, восприятие и запоминание этих ориентирующих признаков: «ближе ко мне», «дальше от меня», «короче», «длиннее», «прямо передо мною», «вправо», «влево», «вниз» или «вверх». Мы видели притом, какой бесподобный по тонкости различения и по быстроте восприятия формы предметов рецептор дан нам в лице кожного тактильного рецептора. Вполне естественно, что к тому моменту, когда достаточно созревает аппарат зрительной рецепции и становится вспомогательно-корректирующим дополнением к сложившимся до него способам рецепции, продолжая их для ориентировки наблюдателя на более значительные расстояния в пространстве, этот новый аппарат отправляется от тех ориентировок и различений в окружающем пространстве, которые твердо установлены еще до него средствами тактильной и вестибуло-проприоцептивной рецепции. Если аппарат рецепции на расстоянии, по мере вступания своего в работу, является продолжением на более далекие расстояния тех ориентировок и навыков, которые начали перед тем слагаться в границах ближайшей и контактной рецепции, то усвоенные ранее ориентировки в ближайшей среде фактически оказываются средством контроля и проверки для рецепций и ориентировок на расстоянии. Кое-где можно слышать пословицу: «умник глазам не верит, ему надо пощупать руками». Маленький наблюдатель строит свою ориентировку в доступной ему среде всегда по этому правилу.

Нам приходилось по поводу созревания коры говорить о том, что ребенок в первые два дня самостоятельной жизни является, в сущности, глух и незряч. Глаза его реагируют чисто местным образом на освещение, но без всяких признаков конвергенции и слежки за освещенным предметом. Он не сводит зрительных осей на источнике светового раздражения, не переносит их вслед за передвигающимся источником, он всего лишь реагирует местным образом, зажмуривая глаза или мигая, как это наблюдается и у декортицированного животного после оправления от операции. Лишь на 20—22-й день жизни ребенка В. М. Бехтерев и Н. И. Щелованов могли заметить у него слежку взором за движущимся источником света, а вместе с тем и способность оборвать сосание по поводу неожиданного зрительного раздражения. Впервые к этому времени можно говорить, что ребенок начинает видеть предмет в среде, начинается зрительная рецепция с расстояния. Но лишь с началом второго месяца жизни нашего маленького наблюдателя укрепляется для него возможность продолжительной остановки глаз минутами на рассматриваемом предмете. Приблизительно в это же время наблюдается великий прогресс: перенесение зрительных осей на предмет по поводу того, что он вдруг начинает звучать. Предмет на расстоянии начинает различаться, как источник не только световых, но и звуковых раздражений, т. е. начинает выступать для наблюдателя из прочей среды, как некоторая устойчивая отдельность с достаточно постоянными признаками. В половине третьего месяца — реакция поворота головы в сторону звучащего предмета, хотя бы и экра-

нированного для зрения ребенка. Как видим, рецепция на расстоянии развернулась довольно далеко. Но предыдущего времени совершенно достаточно для того, чтобы проконтролировать фотохимическую сигнализацию пространственных направлений, по которым проходит раздражение от источника («справа», «слева», «прямо», «сверху — снизу»...) на основании всей прочей рецепции: обонятельной, вкусовой, тактильной, вестибуло-проприоцептивной и, наконец, слуховой.

Таким образом, в зрительной рецепции предметов человек руководится отнюдь не исключительно тем диоптрическим построением, которое получаем мы в отдельной камере глаза, но прежде всего проекцией сетчаткового образа на кору полушарий и затем теми связями, которые входят в кортикальный образ, по мере его формирования, со стороны одновременных рецепций слухового, вестибулярного, тактильного и проприоцептивного аппаратов. Окончательный зрительный образ есть плод разнообразной практической корреляции и проверки.

Чтобы видеть, в какой мере лабиринтные установки головы и мышечные рецепторы шеи могут влиять на установку глаз, а также и обратно, как установка глаз на предметы может влиять на положение головы и шеи, надо возвратиться ненадолго к тоническим рефлексам Магнуса. Животное, у которого ранен или исключен один лабиринт, возвратившись в хроническом опыте к стационарному состоянию, успокаивается в положении с искривленной шеей и асимметрично установленной головой, когда здоровый лабиринт оказывается поднятым кверху, а парализованный — опущенным вниз (рис. 45).

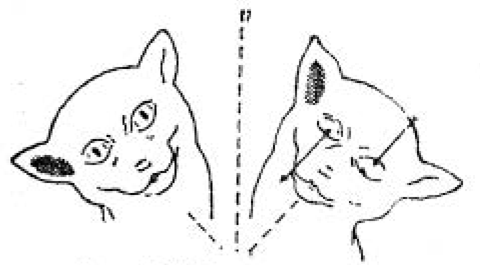


Рис. 45. Объяснение в тексте.

В этот момент зрительные оси обоих глаз оказываются параллельными и способными конвергировать в одной плоскости. Если пробовать от руки, насильственно удерживать голову животного здоровым лабиринтом вниз, а парализованным вверх, животное противится, новое положение явно его не устраивает, а в то же время глаза оказываются смещенными весьма характерным образом: глаз, ближайший к парализованному лабиринту, опускает зрительную ось вниз (сокращение нижней прямой мышцы), а глаз на стороне здорового лабиринта поднимает зрительную ось вверх (сокращение верхней прямой мышцы). Такое аномальное расхождение зрительных осей делает совершенно невозможною конвергенцию глаз на предмете, и животное оказывается обреченным на непременное двоение и расхождение зрительных образов от одного и того же предмета. Эта дивергенция зрительных осей с аномальным выходом из плоскости конвергенции будет продолжаться в порядке длительной тонической установки так долго, как долго мы будем удерживать голову животного парализованным лабиринтом вверх. Как только насильственное удерживание головы будет прекращено, животное тотчас вернет голову в прежнее положение, позволяющее ему держать зрительные оси параллельно и конвергировать их в одной плоскости, т. е. видеть предмет двумя глазами одиночно (без двоения).

Если животное, кроме одностороннего поражения лабиринта, еще и ослеплено, его голова остается искривленною неопределенно долго. Но если зрение животному оставлено, возможность бинокулярного одиночного видения предметов и конвергирования, т. е. нормального рассма-

тривания предметов, сказывается в том, что постепенно животное приучается выпрямлять голову в пространстве по видимым предметам и при отсутствии одного из лабиринтов. Через несколько месяцев после лабиринтной операции кошка и собака научаются держать голову так прямо,

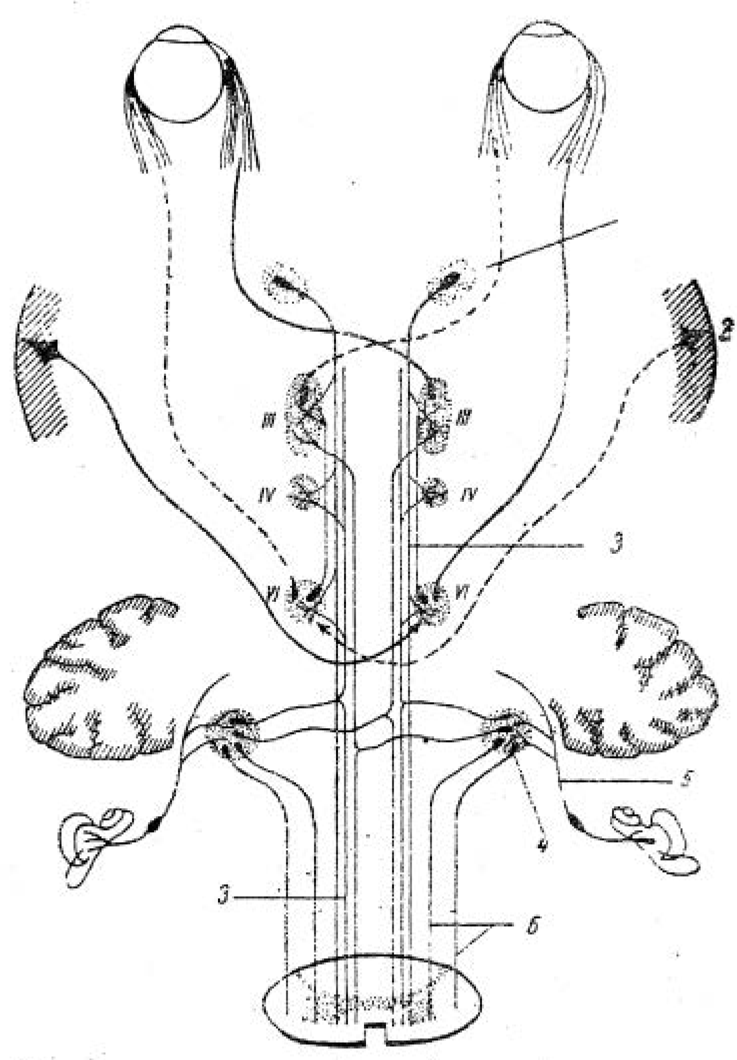


Рис. 46. Межцентральные связи вестибулярной системы 8-го нерва и аппарата установки глаз (по Виллигеру). *1* — ядро заднего продольного пучка, *2* — кора, *3* — задний продольный пучок, *4* — ядро *Detters*'а, *5* — *N. vestibuli*, *6* — *Tractus vestibulo-spinalis*.

что новый наблюдатель и не узнает, что это животное лишено одного из лабиринтов. Однако стоит надеть на голову животного чехол, чтобы оно снова искривило голову здоровым лабиринтом вверх. Как только животное потеряет возможность зрительной ориентировки по видимым предметам, так компенсация лабиринтной асимметрии головы прекращается, и голова возвращается к установке по показаниям оставшегося лабиринта.

Итак: 1) л а б и р и н т н ы е р е ц е п ц и и с л у ж а т р е ф л е к т о р н о й у с т а н о в к е г л а з и 2) з р и т е л ь н ы е р е ц е п-

ции способствуют контролю и рефлекторному компенсированию лабиринтных установок позы.

Для вас понятно теперь и следующее: поскольку по положению головы относительно тела предопределяются позы тела и конечностей в порядке шейных рефлексов Магнуса, зрительные ориентировки должны производить влияние на тонические рефлексы и установки также корпуса и конечностей. В свою очередь, рецепции с мышц шеи производят тонические рефлекторные влияния на мышцы, движущие глазами, производя то длительные расхождения зрительных осей с выходом их из плоскости конвергенции (значит, с исключением аккомодации), то длительные вращения глаз посредством косых мышц.

Более подробно об этом здесь говорить не приходится. Здесь остается вспомнить лишь ту тесную межцентральную связь между центрами VIII нерва (*n. acusticus*), в частности его вестибулярного аппарата, и центрами, заведующими движением глаз. Из рисунка соответствующих нервных путей (рис. 46) будет ясно, как центрально обеспечивается описанная выше тонкая увязка зрительной установки глазных осей, с одной стороны, и тонической установки поз тела и головы в пространстве, — с другой. При этом мы вспоминаем, что ядра Дейтерса принадлежат к так наз. двигательному чепцу, к которому принадлежат и крас-



Рис. 47. Реакция нистагма.

ные ядра среднего мозга, а их роль в управлении тоническими позами тела нам известна из прошлого. От того же Дейтерсова ядра, как видно на рисунке, восходят связи в *fasciculus longitudinalis*, продольный пучок путей, ответвляющий связи к ядрам глазодвигательной системы. Таким образом, здесь даны системы путей и к двигательным станциям продолговатого и спинного мозга и к ядрам *oculomotorii*, *trochlearis* и *abducens*.

Если, таким образом, совершенно очевидны наследственные, анатомически зафиксированные связи вестибулярного и мозжечкового аппаратов с нервными приборами, обеспечивающими двигательные установки глаз, то обратные влияния с глаз и сетчаток на тонические установки головы, а затем и тела, выразительно сказываются в тех коррекциях тонической позы, которые описаны выше на хронически лишенной одного лабиринта кошке или собаке. Магнус заметил, что корректирующее влияние зрительной рецепции на установку головы и шеи дает себя знать в возрастающей степени в восходящем ряду животных: кролик, кошка, собака, обезьяна, человек. В лабораторных условиях эта возрастающая мощность зрительной коррекции на позу тела влечет за собою возрастающую необходимость закупоривать глаза животного или как-либо иначе исключить зрительную рецепцию предметов впереди животного, если хотят получить лабиринтные рефлексы в чистом виде.

Что постепенно вырабатывающаяся способность компенсировать асимметрические позы по зрительным рецепциям не связана с каким-либо признаком «утомления» тонических рефлексов с оставшегося на месте лабиринта, это доказывается немедленным восстановлением позной асимметрии, как только будет надет чехол на голову и глаза. Значит, побуждения с вестибулярного прибора для асимметрической установки все время

продолжаются, но эффект их тормозится активно импульсами с сетчаток. Неутомимость тонических рефлексов отмечали до Магнуса еще Брондгеест и Цион. Переходные формы от медленно развивающихся тонических «рефлексов положения» к более или менее быстро совершающимся коррекциям мы имеем в тех характерных монотонно-периодических колебательных движениях глаз, которые получили название «нистагма» (рис. 47). Мы имеем здесь все опять и опять возобновляющуюся борьбу между тоническим отклонением глаз от симметрически уравновешенного положения и быстрыми корректирующими движениями, направленными на возвращение к симметрии, которая, впрочем, остается неустойчивой, так что колебательная иннервация возобновляется в глазных мышцах монотонно и принудительно. Эти компенсаторные установочные движения глаз остаются и тогда, когда перерезан перекрест пучка Фореля. Критическое значение этой перерезки для позно-тонических рефлексов тела и конечностей не распространяется на тонические иннервации глазной мускулатуры, ибо пути от вестибулярных нервов и ядер к аппаратам, заведующим движениями глаз, не зависят от рубро-спинального пути. Запомним важное обстоятельство, что удаление Форелевского перекреста с его обширными последствиями для развития децеребрационной ригидности не исключает, однако:

а) шейных рефлексов;

б) рефлексов с тела и с кожно-тактильной рецепции последнего на установку головы в пространстве, независимо от лабиринтных ориентировок и даже вопреки последним;

в) установок позы тела по нормальной постановке головы в поле силы тяжести;

г) компенсаторных установок глаз с их последствиями для нистагма.

Когда ориентировка по зрительным данным в среде отсутствует и зрительные оси свободно блуждают в окружающем пространстве, их движения определяются всецело лабиринтными влияниями и межцентральными сигналами с аппаратов экстеро- и проприоцептивных тонических установок позы. Присмотритесь к слепцу в то время, как он идёт проселком или лесом, ориентируя свой путь осязанием при помощи длинной палки, которую все время выставляет вперед, ощупывая ею дорогу; сосредоточенно вспоминая дорогу и ощупывая ее ногами и палкою, он может пройти безошибочно большое расстояние через лес, через лаву над речкой, по длинной меже среди полос пашни. На сосредоточенном лице характерным образом блуждают глаза, точно нащупывая вокруг себя, за что можно было бы зацепиться зрительными осями. Если присмотреться внимательнее, эти движения глаз связаны своими периодами с изменениями в текущей позе шагающего тела и с движениями конечностей. Можно сказать со всею точностью: при отсутствии оптической рецепции тело, опираясь на аппараты тонических рефлексов, владеет установками глаз. При наличии оптической ориентировки, наоборот, тонические центры с их проприо- и экстероцептивными ориентирами устанавливаются по сигналам с глаз. Теперь глаза посредством своих влияний на тонические центры управляют установками тела.

И еще замечание. Пока дело идет о влиянии с вестибулярного аппарата и с текущих позных установок тела на глаза, нужды в перекрестах Фореля и в рубро-спинальном пути нет. Но когда дело пойдет о подчинении поз и установок тела по показаниям с глаз, будут нужны кор-

тико-рубральные, рубро-спинальные пути и своевременное торможение тонуса с Форелевского перекреста и красного ядра.

Среди специально-оптических рефлексов надо отметить в особенности:

α) установку глаз на удержание предмета в поле наиболее ясного видения; дело идет о рефлекторном подведении под входящий в глаз пучок лучей той области, которую называют *fovea centralis;*

β) установку глаз на удержание предмета на так наз. «соответственных точках» сетчаток; дело идет о рефлекторной конвергенции и аккомодации обоих глаз по отношению к намеченному предмету в поле зрения так, чтобы пучки лучей от рассматриваемого предмета попадали в сетчатках на точки, ориентированные одинаково относительно *fovea centralis*.

Приняв *fovea centralis* за начало координат в той и другой сетчатке, проводим взаимно перпендикулярные координатные оси, горизонтальные и вертикальные, в той и другой сетчатке (рис. 48). Точки n и n_1, опре-

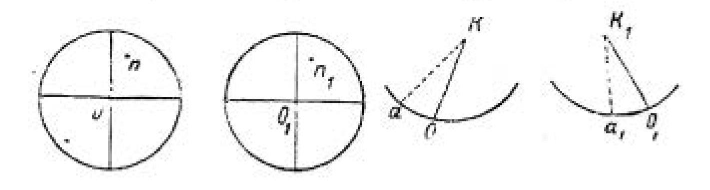


Рис. 48. Соответственные точки сетчаток.

деляясь одинаковыми координатами по отношению к O и O_1, будут «соответственными». Если a и a_1 являются точками «соответственными» по отношению к O и O_1, а KO и K_1O_1 будут зрительные оси в момент конвергенций, то углы OKa и $O_1K_1a_1$ будут равны между собою.

Теперь мы можем формулировать такую теорему, касающуюся бинокулярного зрения:

Теорема I. Одиночный предмет видится в условиях бинокулярного зрения одиночно лишь при том условии, когда изображения падают на соответственные точки сетчатки.

Доказательство *а*: конвергировав зрительные оси на ясно видимом предмете, слегка надавливаем пальцем сбоку один из глаз; входящие в смещенный глаз лучи попадают теперь не на соответственные точки, и рассматриваемый предмет начинает двоиться. Доказательство *б*: конвергировав зрительные оси так, как в первом случае, ставим между рассматриваемым предметом и одним из глаз призму, отклоняющую лучи от прежнего направления; и в этом случае лучи, входящие в глаз через призму, и отклоненные ею, приходятся уже не на соответственные точки данного глаза, и предмет двоится.

Теорема II (обратная). При раздражении соответственных точек сетчаток получается одиночное восприятие, хотя бы предметов было два.

Доказательство: в стереоскопе Брустера (Brewster) ставим перед тем и другим глазом по тождественной плоской геометрической

фигуре. В тот момент, когда призмы наведут лучи от рассматриваемых предметов на соответственные точки той и другой сетчатки, предметы перестают двоиться и рецепируются, как одиночный предмет.

В связи с этим последним опытом, попутно делаем наблюдение, что будет при прочих равных условиях рассматривания в стереоскопе Брустера, когда предметы, приводимые на соответственные области сетчаток, будут не вполне тождественными. В этих случаях мы замечаем: беспокойство, возобновляющиеся попытки приведения видимых образов к единству, вновь и вновь возобновляющиеся движения конвергенции и аккомодации, пока не удастся объединение видимых образов по более или менее сходственным чертам.

Если такое объединение все-таки не удается вследствие недостатка сходственных черт, наблюдается новое важное явление: торможение то одного, то другого из образов; это так наз. «спор полей зрения».

Рекомендую проделать наблюдения в стереоскопе того, как объединятся две фигуры геометрические тождественные или отчасти сходственные, при условии, что одна черная на белом фоне, а другая белая на черном фоне. Потом возьмите очки с разноцветными стеклами дополнительных расцветок. В первом случае спор полей зрения не приводит к преобладанию одной из картин, но они длительно сменяют друг друга, и в результате получается впечатление «блеска». В очках получается периодическое преобладание то одной, то другой дополнительной окраски. Стационарного преобладания одной из них не получается, смена одной другою протекает медленнее, чем при «блеске». Но смешения и компромисса обоих полей зрения не получается.

В тех случаях, когда борьба полей зрения приводит к решительному преобладанию одного поля зрения над другим, можно заметить, отчего это получается. Если одна из фигур несколько более контурирована, чем другая, то более контурированная всегда побеждает. Это так и для бесцветных и для цветных фигур. Маленький квадрат всегда побеждает большого, причем последний становится фоном для победившего. Если при этом дело идет о цветных фигурах, то «фон» окрашивается в цвет, дополнительный к цвету победившей фигуры.

Очень выразительны торможения одного из полей зрения, когда другое делается предметом доминирующего внимания. При неопытности и в начале обучения в гистологической лаборатории нам приходится закрывать один из глаз, когда другой смотрит в микроскоп. Впоследствии мы работаем с микроскопом с открытыми глазами, — как тем, который ведет наблюдение, так и тем, который остается во время наблюдения праздным; но картины, фактически действующие на этот последний глаз, не удерживаются в памяти. Другой интересный пример торможения одного из полей зрения имеем мы при прицеливании из винтовки при открытых обоих глазах. Если правый глаз видит при этом дальний предмет, мушку и прицел на продолжении своей зрительной оси, то левый глаз видит в перспективе где-то далеко влево от себя дальний предмет прицеливания, затем профиль винтовки с деталями на нем и, наконец, совсем близко справа прицельную раму и часть ружейного замка. Поля зрения весьма различны по содержанию, и они мешали бы друг другу, если бы рецепировались одинаково. На самом деле при обоих открытых глазах мы видим в этих условиях лишь то, что составляет поле зрения правого глаза, тогда как поле зрения левого глаза не остается в памяти. Физически оно несколько доходит до рецепторов соответствующего глаза, но где-то, повидимому, вскоре за сетчаткой, тормозится и помехой доминирующему действию не служит.

Согласно основным теоремам бинокулярного зрения, одиночно и без двоения рецепируются лишь те предметы, которые для каждой из конвергентных установок глаз способны дать изображения на соответствующих точках сетчаток. Легко убедиться из построения на чертеже (рис. 49), что для любой конвергентной установки глаз места пересечения лучей, исходящих из соответственных точек, образуют некоторое геометрическое место точек впереди глаз, которое, согласно определению, и будет составлять совокупность объектных точек, дающих одиночное восприятие в бинокулярных условиях. Точки внешнего пространства, лежащие ближе указанного места, равно как точки, лежащие дальше его, будут давать изображения не на соответственных точках сетчаток и, стало быть, будут двоиться в условиях бинокулярного зрения. Мы имеем тут дело с нормальной диплопией бинокулярного зрения при видении заведомо одного предмета. Надо сделать вывод, что для всякой степени конвергенции глаз имеется определенное место точек на расстоянии, дающих изображение на соответственных точках сетчатки. Все точки, лежащие глубже или ближе данного места точек, воспринимаются неизбежно диплопично потому, что их изображения падают не на соответственные точки сетчаток. Лишь новая установка конвергенции может привести их на соответственные точки, но при этом начнут смещаться с соответственных точек изображения объектных точек, бывших до этого предметом конвергенции, и они станут видеться с диплопией.

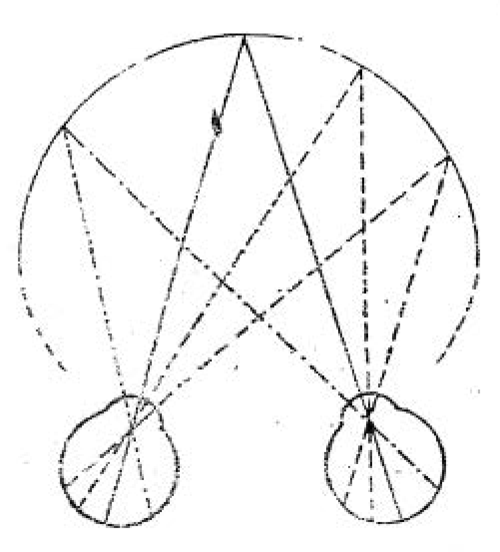


Рис. 49. Гороптер.

Геометрическое место точек, видимых одиночно в бинокулярных условиях, т. е. дающих изображение на соответственных точках сетчаток, носит название гороптер (от греческих слов oros — «граница» и opter — «зритель»). Очевидно, возможно столько гороптеров, сколько конвергентных установок. Кривизна гороптера возрастает по мере увеличения конвергенции, т. е. по мере приближения предмета к глазам. Но она становится все меньше по мере отступания предмета к горизонту и по мере того, как зрительные оси приближаются к параллелизму.

Теперь мы приближаемся к пониманию того, как совершаются стереометрическое распознавание и восприятие предметов, измерение их в глубину. Когда мы рассматриваем наиболее простой стереометрический предмет, например, куб, построенный из проволок, дающий возможность обозревать и передний и задний свой план, дело идет о переносе места конвергенции зрительных осей сначала на передний план, затем на задний план, так что происходит своего рода ощупывание предмета с переднего до заднего плана. Пока местом конвергенции является передний план, двоятся изображения заднего плана. Когда конвергенция переносится на задний план, двоятся изображения переднего плана. Дело пойдет об определении глубины предмета по относительной величине того мышечно-нервного эффекта в аппарате конвергенции,

который требуется для зрительного ощупывания предмета на расстоянии от переднего до заднего плана. Дело идет при этом о комплексном рецепторе, направленном на метрическое восприятие форм в трех измерениях и представляющем собою координированное сочетание одновременных зрительных и мышечно-проприоцептивных рецепций со вспомогательными осязательными рецепциями. Из совокупности признаков в этих трех направлениях слагается для нас стереометрическая характеристика формы предмета, пока в раннем детстве мы норовим постоянно проверять зрительные признаки руками, на ощупь. В эти ранние годы и закладываются наиболее конкретные и в буквальном смысле слова «осязательные» наши сведения о форме вещей. Но осязательное тотчас же сочетается и во множестве повторительных опытов крепко увязывается с «наглядным», понимая и это последнее на этот раз в самом буквальном смысле слова. К тому времени, когда перед нами встают задачи ознакомления с дальними предметами, до которых дотянуться руками нельзя, мы научаемся довольствоваться одним «наглядным», т. е. зрительно-проприоцептивным рецепированием далекого предмета и требующихся для его пространственной оценки на расстоянии передвижек в аппарате конвергенции, тогда как «осязательная» характеристика дальнего предмета всего лишь воображается на основании прежних опытов. Так первоначальная осязательная и осязательно-зрительная геометрия перестраивается постепенно в чисто зрительную геометрию классической древности. Зрительная геометрия превращена древнегреческим гением в систему исключительной красоты и законченности, так что ее могли принимать за «царицу наук», которою руководились в своих построениях все прочие области естествознания, начиная с астрономии и физики. Лишь очень много времени спустя восстановлено в своем принципиальном значении «осязательное» изучение формы, с которого ребенок начинает, которым постоянно руководится и во взрослом состоянии, но которое, вместе с тем, незаслуженно принижается под влиянием увлечения абстракциями древней классической геометрии, которые не без труда давались нам в школе. Что человек может руководиться «осязательной» геометрией в чистом виде, вполне независимо от зрения и зрительных построений, и руководиться притом с чрезвычайною точностью, это видно из поведения прирожденных слепцов или людей, ослепших в раннем детстве. Что осязательная рецепция при помощи кожных нервных окончаний может давать определения формы предметов с исключительной точностью, мы видим это из опыта Горвича, о котором говорилось на своем месте. Действительное построение геометрии на «осязательных» принципах совершенно независимо от теоретических требований и претенциозных обобщений древнеклассической зрительной геометрии, а, вместе с тем, и научное восстановление прав «осязательной» геометрии, составляет заслугу великого ученого К. Ф. Гаусса (1777—1855). При этом неожиданным образом оказалось, что классическая зрительная геометрия древних находит себе место в осязательной метрике форм по Гауссу, как вполне определенный частный случай, не вполне законно принятый за всеобщий закон. Чтобы дать вам почувствовать отношение между геометрической системой Гаусса и классической зрительной геометрией древних, я процитирую вам Макса Борна с расчетом, что вам станет видною органическая связь первой с метрикой осязательной, а последней с метрикой зрительной. «Представим себе, что землемеру необходимо вымерить холмистую, покрытую густым лесом местность, и вычертить ее план. С каждого места он может

обозревать лишь очень небольшую окрестность; визирные инструменты (теодолиты) являются здесь бесполезными, и он должен обратиться главным образом к измерительной цепи. При помощи последней он может вымерить небольшие треугольники и четырехугольники... присоединяя эти непосредственно измеренные фигуры одну к другой, он может постепенно достичь отдаленных, не видимых непосредственно частей местности» ... Требуется «способ определять, не выходя из поверхности, ее кривизну»... «Гауссова теория поверхностей есть некоторый род построения геометрии, который можно назвать ... как теорию действия прикосновением. Первоначально задаются не законы поверхности, взятой в целом, но ее дифференциальные свойства, коэффициенты мероопределения и образуемые ими инварианты, прежде всего степень кривизны... В противоположность этому Эвклидова геометрия представляет собою типичную теорию действия на расстоянии. Поэтому новейшая физика, всецело построенная на таких понятиях, как действие прикосновением, поле, не удовлетворяется схемой Эвклида, а идет новыми путями по примеру Гаусса...»

ЛЕКЦИЯ XXXIV

БИНОКУЛЯРНОЕ ЗРЕНИЕ

(Продолжение)

Увязки и ассоциации между показаниями мышечно-проприоцептивной рецепции и собственно зрительной рецепции в аппарате конвергенции глаз с контролирующими показаниями осязательной рецепции закладываются в раннем возрасте, в первые месяцы жизни человека, путем новообразования рефлекторных связей, вероятно, по тому типу, как новообразуются потом временные связи И. П. Павлова. В более или менее созревшем состоянии мы застаем у себя самих следующие сложившиеся зависимости.

Образы, воспринимаемые одиночно при одной и той же иннервации конвергенционных мышц, приписываются одному объекту на постоянном расстоянии от глаз.

Образы, воспринимаемые почти, но не вполне, одиночно при подвижном приспосабливании точки конвергенции к предмету, приписываются: а) или движущемуся предмету; б) или предмету, относительно которого мы движемся; в) или предмету, имеющему глубину. Во всех трех случаях дело идет о нащупывании предмета конвергирующими зрительными осями, тогда как предмет частично уходит из поля ясного видения.

В доказательство того, что аппарат одиночного видения в условиях бинокулярного зрения вырабатывается на ходу реакции и поддерживается контролем и упражнением, говорит то обстоятельство, что еще и во взрослом состоянии нервных центров аппарат этот может перестраиваться и вырабатываться вновь при экстренных изменениях анатомических соотношений. Необходимо иметь в виду следующие факты.

а) Если у человека с нормально выработанным бинокулярным зрением вызвать конвергенцию на определенный предмет, а затем перед одним из глаз на путях лучей к предмету поместить призму, отклоняющую лучи с соответственных точек на новые места, то при прежнем положении глаз видимый предмет начинает двоиться. Однако через некоторое время это двоение образа прекращается, и одиночное видение знакомого предмета возобновляется. Если в этот момент присмотреться к положению глаз субъекта, там замечается косоглазие, получившееся путем приспособительного подведения под отклоненный луч все-таки прежней соответ-

ственной точки. Перед нами так наз. функциональное косоглазие в порядке нового приспособления прежних соответственных точек к фактическому ходу световых лучей от знакомого предмета. Сдвиг конвергенции при этом вполне обратим.

b) Факт того же физиологического смысла, но обратный по способу достижения одиночного видения при непопадании изображений от знакомого предмета на соответственные точки: стационарное косоглазие, прирожденное или приобретенное, не влечет за собою диплопии. Здесь мы имеем приспособление путем выработки новых соответственных точек.

c) Если у описанных стационарно-косоглазых специальным хирургическим вмешательством достигнуть симметрического положения глаз и нормальных условий конвергенции, то на некоторое время возникает фактическая диплопия. Она будет продолжаться, пока не выработаются вновь соответственные точки на новых, отвечающих «норме» местах. Следовательно, «нормальное» положение соответственных точек вырабатывалось и усваивалось также на ходу реакции путем активного приспособления и контроля.

d) Заметив способность нервных центров очень точно дискриминировать (распознавать путем различения по отличительным признакам) раздражения отдельных точек сетчаток, равно как раздражения отдельных точек на тактильной кожной поверхности, Лотце стал учить, что отдельные рецептивные точки, помимо качественно специальных рецепций, различаются для центров какими-то «местными знаками», Lokalzeichen. Из предыдущего нам становится понятно, что такие Lokalzeichen не задаются раз навсегда a priori, но вырабатываются в центрах для любой рецептивной области на ходу реакции путем контролируемого увязывания раздражений данного места тела с другими сигналами от того же источника раздражения.

e) Lokalzeichen «соответственных» точек сетчаток не скрывают за собою ничего сверх того факта, что одновременное раздражение их в условиях конвергенции принимается центрами за сигнал принадлежности раздражения одному и тому же предмету, поскольку рецепция его не двоится.

f) Если в нормальных анатомических условиях соответственные точки с их Lokalzeichen оказываются расположенными строго симметрично в двух сетчатках, то тут нет ничего загадочного и a priori заданного, но симметрия физиологических Lokalzeichen поддерживается на ходу текущих реакций в анатомически симметрических органах.

Очень интересный вопрос: что произойдет, если аппарат конвергенции почему-нибудь не достаточно лабилен и не успевает с достаточной скоростью переносить точку пересечения зрительных осей применительно к перемещающемуся предмету? Из предыдущего следует, что предмет, почти совпадающий своими изображениями с соответствующими местами точек в сетчатках, стоит на границе одиночного видения и начинающегося двоения. Если видимый предмет достаточно объемист, а гороптер в данный момент приходится на его сечении на симметричные половины ближе к зрителю и дальше от зрителя, то в условиях статической конвергенции одиночно видятся лишь точки на этом сечении, тогда как более близкие и более дальние точки того же предмета уже двоятся. Стало быть, поддерживать одиночное видение заведомо одиночного предмета в этих условиях возможно лишь в порядке динамической конвергенции с достаточно быстрыми придвиганиями и отодвиганиями гороптера ближе и дальше от среднего сечения. Если предмет движется с достаточной скоростью в поле зрения, или мы движемся относительно предмета с такой же скоростью, то удержать предмет в условиях одиночного видения возможно,

очевидно, лишь тогда, когда конвергенция может изменяться с подходящей скоростью и нервные центры конвергенционных мышц достаточно быстро реагируют, следовательно, достаточно лабильны. Я должен рассказать здесь пережитое мною смятение при встрече с человеком, поведение которого было для меня в то время совершенно непонятным в своих мотивах и страшным в своей непонятности. Рано утром в августе 1896 г. мне пришлось приехать на пароходе в Ярославль. Пока нужные мне учреждения были еще заперты, я присел на скамейку на пустынном бульваре над Волгой и развернул привезенную с собою газету. Вскоре я заметил, что за моей развернутой газетой появился человек, который приближался ко мне со стороны волжского откоса. Я сделал вид, что ничего не замечаю, чтобы выиграть время для ориентировки и выбора нужных мер предосторожности. Предоставленный самому себе субъект вел себя загадочно, и, признаюсь, я почувствовал, как во мне стали нарастать постепенно страх и смятение перед непонятным. Я успел заметить, что субъект то приближался ко мне довольно быстро, то, остановившись на некотором расстоянии от меня, рассматривал меня некоторое время, медленно пятился, отходил на несколько сажен с тем, чтобы вдруг и с возрастающей агрессией опять пойти на меня. Спасало меня, повидимому, то, что, приблизившись ко мне почти вплотную за развернутой газетой, человек почему-то более или менее успокаивался. Не выдержав возрастающей тревоги, я опустил наконец газету в момент, когда субъект отступил еще раз на дальнее расстояние и готовился опять пойти в наступление. Я встретился с озлобленным взором очень взволнованного пожилого человека, который бросился ко мне на этот раз с криком: «Чорт тебя дери, почему это вас два?!..» Но подойдя ко мне вплотную, он смягчил свое выражение и перешел на более успокоительное заявление: «Нет, опять один!» Затем, отбежав опять на дистанцию, уже с яростью закричал: «Опять, опять два!», и бросился ко мне. Ничего не понимая в поведении моего собеседника и скрывая свое большое волнение, я уловил чутьем, что следует подойти к субъекту ближе, держаться от него на тех расстояниях, когда моя фигура не вызывала его агрессии, и по возможности пойти с ним на таком расстоянии по бульвару до более людного места... Человек этот оказался делириком, бежавшим еще с вечера из соседней больницы и скрывавшимся в эту ночь на откосе. Его конвергенция, как нередко бывает при *delirium*, утратила подвижность, и его изумляло и злило сделанное им наблюдение, что два до загадочности одинаковых читателя газеты на бульварной скамейке совпадали в один предмет при приближении, но раздваивались вновь, когда уходили вдаль.

Интервалы событий во внешней среде, интервалы иннерваций внутри организма, — они должны быть достаточно слажены по скоростям, чтобы могли осуществляться срочные координации, в том числе и те координации, которые нужны для правильного наблюдения событий в среде. Мы с вами помним, какое значение имеют интервалы иннервации для срочных координаций во внутреннем хозяйстве нервной системы, в частности для срочных реципрокных иннерваций в аппарате конечного пути. Поскольку и в самой сетчатке с ее слоями имеется аппарат конечного пути, и там результаты координации должны зависеть от сроков и интервалов возбуждений, входящих в столкновение и взаимодействие в общих путях.

Мы связывали выше с аппаратом конечного пути в сетчатке признаки сопряженного торможения цветного различения при сумеречном зрении, а также сопряженного торможения сумеречного различения при дневном зрении. Сейчас следует обратить внимание на то, что предвидимые принципиально двоения образов по ту и по другую сторону горoптера, способ-

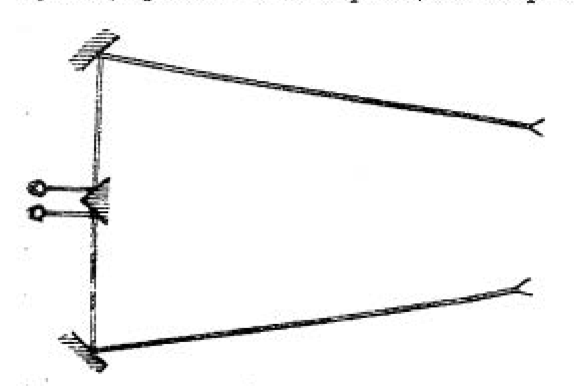
ствуя установке динамической конвергенции для наиточнейшего зрительного ощупывания предмета на расстоянии с распознаванием его глубины и стереометрической формы, вместе с тем не вмешиваются вредным образом в одиночное восприятие предметов и не рассеивают внимания на нем, как это можно было бы ожидать чисто теоретически. Ибо ведь чисто теоретически выходит, что в условиях бинокулярного зрения нет ни одного видимого образа, который был бы свободен от сопровождающих его двоений по ту и по другую сторону гороптера.

В чем же, однако, можно было бы усмотреть сопряженное торможение и в то же время подкрепляющее значение двоящихся образов для восприятия предмета в области гороптера? Со своей стороны я полагаю, что одна из убедительнейших демонстраций доминантных установок со всеми ее обязательными признаками дана нам в соотношениях между «предметом» и «фоном» всякий раз, как мы имеем дело с рецепцией или воспроизведением зрительного образа среди его окружения. Мы говорим обыкновенно, что двоящиеся образы по ту и по другую сторону гороптера не мешают точному видению предмета на гороптере, потому что мы «абстрагируем» предмет от этих неприятных, но обязательных его спутников. Что это не совсем так, очень хорошо знают на практике художники, которые учитывают организующее значение светотени и расцветок фона для более выразительного и полного воспроизведения ведущего образа. Дело идет не об уничтожении, не об отрыве фоновых рецепций от главного предмета видения, но об активно поддерживаемом нервном торможении их, при котором фоновые рецепции продолжают явственно влиять на «видимое» (предмет рассматривания), подчеркивая в нем то дополнительные цвета, то особенности светотеней и стереометрической скульптуры.

Мы говорили о том, что бинокулярный аппарат в порядке динамической конвергенции как бы ощупывает предмет в глубину, устанавливая гороптер то на более близкий, то на более дальний план, руководясь появлением и исчезанием двоений. По двоениям, условиям их появления и исчезания мы добираемся до действительных форм и размеров предмета. Говоря техническим языком, мы измеряем предмет в глубину по бинокулярному параллаксу при установках на передний и задний его план. Если есть возможность проверить эту оценку стереометрической формы вмешательством осязания, мы пускаем его в ход в виде контроля определений по зрительным параллаксам. Если проверки осязанием быть не может, суждение о третьем измерении предмета строится исключительно по зрительному бинокулярному параллаксу. Суждение это по существу всегда проблематично, ибо оно остается всего лишь проектом осязательной реальности, пока эта последняя не проверена на самом деле осязанием. Однако, увязка между зрительными и осязательными восприятиями, закрепленная древними опытами, настолько прочно усвоена в нашей нервной системе, что оценка глубины по зрительному параллаксу происходит в нас с принудительностью непосредственного осязательного восприятия. Два заведомо плоские образа, отчасти совпадающие, отчасти расходящиеся своими изображениями на соответственных местах обеих сетчаток, если они поставлены перед глазами так, как должны были бы проецироваться на сетчатки реально осязаемые стереометрические формы под бинокулярным параллаксом, через мгновение принудительно воспринимаются нашим зрением, как стереометрические тела, обладающие третьим измерением в глубину.

Как возможна рецепция глубины на расстоянии без непосредственной проверки осязанием? В конкретной практике мы пользуемся обыкновенно многими побочными признаками, помимо чисто геометрических. Например,

когда перед нами имеется усеченная пирамида и нам неизвестно, которое из ее оснований ближе к нам, мы руководимся текущим освещением. Если в нашем опыте освещение заведомо дано слева, то пирамида, затененная справа, будет восприниматься нами как выпуклая в нашу сторону — малым основанием к нам. Напротив, будучи затенена в тех же условиях освещения слева, будет восприниматься нами вогнутою от нас — малым основанием вдаль. Помимо этих условных признаков, нет ли других, чисто геометрических, бинокулярных признаков, по которым мы могли бы судить о вогнутости и выпуклости подобных фигур, когда, например, они прозрачны, сделаны из проволоки и по тени судить нельзя? Дело в том, что усеченная пирамида, повернутая к нам малым основанием, правым глазом в отдельности воспринимается монокулярно скошенною влево, а левым глазом в отдельности воспринимается монокулярно скошенною вправо. При смотрении обоими глазами сразу мы получаем частью совпадающие элементы рассматриваемой фигуры (большое основание), частью расходящиеся (малое основание). Возникает борьба полей зрения, пробегание конвергенцией и гороптером то на малое, то на большое основание, и происходящие при этих иннервациях проприоцептивные рецепции с оптическими рецепциями в бинокулярном параллаксе связываются между собою настолько прочно, что и тогда, когда перед глазами будут поставлены две заведомо плоские фигуры—перед правым глазом проекция усеченной пирамиды, скошенной влево, а перед левым глазом проекция такой же пирамиды, скошенной вправо — мы будем бинокулярно воспринимать эти две плоские фигуры как стереометрическую форму пирамиды с малым основанием в нашу сторону. Проверьте это в стереоскопе Брустера. Если монокулярно усеченная пирамида представляется скошенной влево для левого глаза и скошенной вправо для правого глаза, то такая усеченная фигура будет направлена малым основанием в глубину от нас. И заведомо два плоские рисунка пирамиды, скошенной влево и скошенной вправо, поставленные соответственно перед левым и правым глазом, будут бинокулярно восприняты как стереометрическая фигура пирамиды с малым основанием вдаль от нас. По существу, мы имеем в этих случаях типичные условно-рефлекторные реакции, в которых дело начинается с увязки еще в раннем детском опыте осязательного ознакомления с фигурой со зрительными образами той же фигуры в перспективах и проекциях; следующий подготовительный этап — в сопоставлении монокулярных образов от фигуры с бинокулярным образом от нее при новообразовании все новых и новых увязок между оптическими и проприоцептивными рецепциями при конвергенциях зрительных осей; наконец, условно-рефлекторное вызывание знакомым оптическим образом, хотя бы и в плоском воспроизведении, выработанных ранее конвергенционных иннерваций с соответствующими проприоцепциями, доводящими до воспроизведения по плоскому рисунку соответствующей стереометрически-телесной реальности. Весьма замечателен этот очень короткий интервал времени, который требуется нам для того, чтобы в стереоскопе


Рис. 50. Объяснение в тексте.

перейти от смотрения тем и другим глазом параллельно поставленными зрительными осями на две отдельные плоские фигуры, частью совпадающие, частью не совпадающие своими контурами, — к более или менее устойчивой конвергенции на воображаемый стереометрический образ в медиально-фронтальном положении перед нами. В интервал этот укладывается и процесс «узнавания» по нескольким заданным признакам знакомого предмета в его полноте и вместе процесс активного воображения предмета с теми проприоцептивными сигналами от мышц аппарата конвергенции, которые отвечают процессу надвигания и отодвигания гороптера на рассматриваемый предмет.

Стереоскоп дает понять значение бинокулярного параллакса для оценки третьего измерения в пространстве. Совершенно ясно, что при одном и том же размере предмета в глубину бинокулярный параллакс будет тем более, чем ближе рассматриваемый предмет к наблюдателю. И так же при постоянном расстоянии наблюдателя от предмета параллакс тем больше, чем более размеры предмета в глубину. Затем параллакс при прочих равных условиях будет тем более, чем более расстояние между бинокулярно рецепирующими станциями.

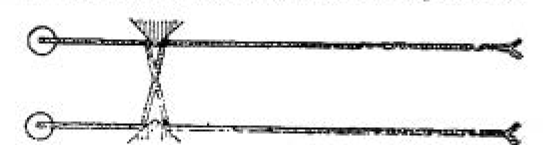


Рис. 51. Объяснение в тексте.

Отсюда имеем три важных вывода.

1. Две плоские фигуры, доводимые до совпадения в стереоскопе, дают ожидаемое впечатление глубины или выпуклости с их относительными измерениями, если оценено расстояние до предмета.

2. Стереометрическая рецепция и оценка относительных расстояний в глубину могут быть достигнуты для очень отдаленных районов видимого горизонта, кажущихся издали совсем плоской картиной, если рассматривать бинокулярно отраженные изображения соответствующих пейзажей в системе сильно расставленных зеркал, отображающих дальние предметы под весьма увеличенными параллаксами (рис. 50; ср. артиллерийский бинокль Цейсса).

3. Если видимое под параллаксом правым глазом переместить на сетчатку левого глаза, и обратно, видимое под параллаксом левым глазом переместить на сетчатку правого глаза, получим инверсию рельефа; выпуклое будет оцениваться как вогнутое, и наоборот (рис. 51; ср. катоптрический псевдоскоп У и т с т о н а).

Эти два последние опыта являются простыми и убедительными experimenta crucis для правильности изложенной оценки бинокулярного параллакса как условного фактора измерения на расстоянии в глубину.

ЛЕКЦИЯ XXXV

УСЛОВНОСТИ ЗРИТЕЛЬНЫХ ИЗМЕРЕНИЙ

Рецепция на расстоянии по световым сигналам (зрение) и по вибрациям жидкой или воздушной среды (слух) от источника раздражения открывает животному величайшие преимущества, по всей вероятности, тем, что дает возможность предуведомления более или менее задолго до непосредственного соприкосновения с источником сигнализации о его приближении. Остающееся расстояние до источника сигнализации и остающееся время до соприкосновения с ним остаются в распоряжении животного для более или менее целесообразного маневрирования в смысле дальнейшего ли сближения с источником раздражения или в смысле уклонения от

сближения. Это расстояние в протяжении и во времени, остающееся в распоряжении животного до контакта с замеченным издали раздражителем, весьма различно у различных животных. Сравните моллюска *Planorbis*, ползущего по подводному камню с выставленными вперед головными тентакулами, орла, высматривающего добычу с высоты, и адмирала в Гельголландском бою, рецепирующего от момента к моменту текущее положение ушедшего из поля видимости противника, да и большинства своих кораблей, всего лишь по сигналам радио и по звуку в телефоне. Довольно просто понять, почему именно над рецепторами на расстоянии должны были надстроиться церебральные ганглии и затем кора большого мозга. Понятно также, как далеко должна была уйти кора большого мозга в своем развитии по сравнению с архипаллиумом птиц для того, чтобы научиться удерживать в сфере точной рецепции удаленные предметы по таким неожиданным, окольным, поистине условным связям, как радиосигналы и телеграфия. Со значительной уверенностью мы можем сказать, что рецепция на расстоянии в пространстве и времени послужила основой для научения измерению и счету, восприятию законов среды в континууме и в ритме.

И при всем том, что именно в практике и на задачах рецепции на расстоянии посредством зрения и слуха должны были развиваться начатки наиболее точных знаний о вещах, — геометрия, астрономия и физика, — чисто зрительное измерение на расстоянии без осязательной проверки остается условным и носит в себе явные признаки этой условности. Зрительная оценка величин на расстоянии при всей своей относительной точности и исключительном значении для практики и теории остается все-таки на положении строительницы проектов и предположений по сравнению с непосредственной рецепцией форм и измерений осязанием или непосредственным наложением измеряющего масштаба на измеряемый предмет. Мы видели, что судить о размерах в глубину предметного пространства мы можем при наличии бинокулярного параллакса. Он дает нам наглядные признаки глубины и относительную меру ее. Однако в стереоскопах Брустера или Уитстона мы видим, что и две заведомо плоские картины, изображающие вещи в двух перспективах, отвечающих рецепциям того и другого глаза, воспринимаются принудительно, как подлинный оригинал этих картин в трех измерениях. Но этот оригинал заведомо не отвечает той действительности, которая фактически находится перед нашими глазами. И мы уже здесь имели бы полное основание говорить о пресловутых «обманах зрения», как это было принято в обыкновение в недавнем прошлом в физиологических учебниках. В случае стереоскопа не говорили об «обмане зрения», вероятно, потому, что здесь, во-первых, весь механизм перехода от плоских проекций к проектируемой вещи совершенно раскрыт для обозрения с самого начала, и, во-вторых, потому, что тут сразу бросается свет на то, каковы физиологические условия рецепции глубины в реальном пространстве. Я полагаю, что и в других случаях принудительного несоответствия фактически рассматриваемого тому, как оно рецепируется зрением, нет ничего поучительного говорить об «обманах зрения», следует же направить внимание на условия возникновения данной рецепции, как таковой. Такой подход к делу по поводу каждого, на первый взгляд не совсем понятного, случая, обещает нам раскрытие новых, может быть, еще не учтенных до сих пор условий зрительной ориентировки в среде.

Значение осязательного контроля для воспринимаемого зрительного образа в случае стереоскопа должно быть формулировано так: при отсутствии осязательного контроля мы не имеем возможности различить действительный стереометрический предмет в трехмерном пространстве

и стереометрический образ, кажущийся таковым вследствие подстановки под зрительные оси плоских изображений в перспективах, отвечающих бинокулярному параллаксу.

В том случае, когда осязательный контроль дальности расстояния в глубину вообще не имеет и не мог иметь практического осуществления ни через протягивание осязающей руки, ни через локомоцию в сторону предмета,—измерительная оценка глубины теряет для нас последнюю достоверную опору, и тогда самые отдаленные расстояния кажутся нам такими же, как самые близкие. На вопрос о величине луны мы с вами склонны были отвечать когда-то: «Так, с медный пятак...».

Это опять-таки не «обман зрения», а поучительное течение рецепций при выпаде одного из ее руководящих контрольных факторов. За отсутствием осязательного контроля и при неуспевшей сложиться космографической установке наблюдения, человек оказывается очень мало вооруженным против рецепции луны как предмета небольших размеров, прикрепленного где-то близко от земли.

Рис. 52. Объяснение в тексте.

Чтобы видеть, с какою принудительностью зрительная оценка относительной величины предметов может отступать от осязательно проверенной, я рекомендую производить наблюдения следующим образом. Мы сами заранее, пользуясь точно градуированной линейкой, отмечаем на доске три точки на одной прямой на равных расстояниях между собою. Когда затем один из промежутков между точками мы заполним рядом сближенных между собою дополнительных точек, этот заполненный точками промежуток начнет восприниматься как более длинный, чем заведомо равный ему по наложению соседний отрезок, оставшийся свободным от точек (рис. 52).

В другом случае мы чертим два заведомо равных отрезка и у одного из них ставим точку посредине, а у другого над флангом (рис. 53). Почти тотчас после постановки точек мы видим, что асимметричный чертеж оказывается длиннее симметричного.



Рис. 53. Объяснение в тексте.

Поскольку дело идет о принудительном возрастании для зрительной оценки отрезка прямой с того момента, как он наполняется промежуточными делениями или делается асимметричным, нельзя смотреть на это явление как на забавную странность или «обман зрения»; перед нами неучтенная, а потому кажущаяся парадоксальной закономерность, которая требует самостоятельного изучения.

Ближайшее разъяснение этих закономерностей в том, что *конкретный пространственный образ никогда не воспринимается зрением в отрыве от времени.* Лишь путем специальной абстракции и препарирования превращаем мы его в чисто пространственное и «независящее от времени» постоянство. Нам приходится пережить некоторую тренировку в школе в тот момент, когда при первых уроках геометрии нас предупреждают, что надо считать неточной и неправильной попытку характеризовать отрезок линии как «долгий», или пройденный путь как «быстрый». Между тем, живая народная речь воспитывает нашу мысль с детства именно в органическом увя-

зывании пространства с временем, в однородности измерения протяжений по времени и пространству. Об этом напоминают так выразительно старинные имена наших русских деревень и урочищ: «Долгий Луг», «Долгие Кусты». Но и в других языках — французском, английском, немецком — легко видеть такую близость пространственно-временных характеристик протяжения в народной речи. С точки зрения того представления, что пространство, в отдельности не зависимое от времени, как и время, в отдельности не зависимое от пространства, выделяются из реального хронотопа лишь путем абстракции и искусственного препарирования, тогда как живое и конкретное восприятие совершается физиологически всегда в «пространстве — времени» нераздельно, мы приходим к догадке, что отрезок без дополнительных делений внутри его, как и отрезок симметричный, представляются короче на вполне объективных основаниях и именно потому, что пробегаются они взором скорее, чем отрезок, составленный из подразделений, и отрезок асимметричный.

Специальные опыты с измерением времени рецепции симметричных и асимметричных отрезков, проделанные у нас Е. И. Бронштейн, позволили заметить здесь весьма своеобразные изменения по ходу наблюдения. Сначала при смене в поле зрения в беспорядке симметричных и асимметричных фигур получается более длинное время именно для симметричных фигур. Потом, мало-помалу времена рецепции выравниваются с тем, чтобы вскоре перейти к более устойчивому положению, при котором время рецепции симметричной фигуры становится, как правило, более коротким, чем время рецепции асимметричных фигур. Подобно тому, как одна и та же группа букв, сложившись в осмысленное слово, рецепируется гораздо быстрее, чем тогда, когда она представляет собою беспорядочное множество, так и правильная симметричная фигура рецепируется быстрее, чем асимметричная. Но, как оказалось, это так лишь в последующей стадии опыта, после того, как наблюдатель пережил предварительное состояние с замедлением рецепции именно для симметричного. Как это понять? Мы склонились в 1926 г. к следующему пониманию по хорошо знакомой аналогии. Когда мы входим в лес с безграничным разнообразием древесных представителей по дороге, мы не имеем возможности сколько-нибудь расчленить это множество текущих рецепций, и тогда наше внимание останавливается и задерживается нарочито, как на чем-то неожиданном и исключительном, на могущих попасться более или менее симметричных фигурах. Мы берем их на примету, чтобы по ним разбираться затем в пестрой смене рецепций. Через некоторое время, если такие случаи встречи с симметричными фигурами повторяются, они узнаются и рецепируются повторительно все быстрее, ибо сами по себе они уже утратили интерес и берутся только как знакомые предметы, чтобы по ним начать расчленение и детальный разбор асимметричных форм, на которые переносится теперь все внимание. Это перестановка того же смысла, как в самом начале мы усваиваем с некоторым замешательством положение и смысл геометрически-правильных координатных осей посреди необозримого множества «неправильных» фактов, а потом, по мере усвоения этих искусственно-правильных схем посреди «неправильного» множества, начинаем пользоваться ими как «системами референции», с помощью которых начинают вскрываться неуловимые до этого правила, которым в действительности подчинены наблюдаемые факты.

Мы начинаем понимать, таким образом, «объективный» смысл того, почему внесение дополнительных точек может изменять относительную величину рецепируемого образа в поле зрения. Так и во всех других случаях, прежде чем объявлять явление как «обман зрения», надо постараться вскрыть его объективный смысл.

Следующее наблюдение будет посвящено так наз. опыту Цельльнера. Я рекомендую проделать его по тому же методу, т. е. самим начертить сначала осязательно проконтролированные правильные фигуры, а затем посмотреть, как изменятся они в поле зрения в зависимости от некоторых добавок. Начертим несколько параллельных прямых (рис. 54). Они не имеют ни малейшей тенденции к пересечению. Теперь нанесем на них насечки под углом с наклоном то вправо, то влево. На наших глазах линии получают тенденции к сближению то влево, то вправо от рисунка. Рекомендуется экспериментировать над рисунком, чтобы видеть, как это изменение в отношениях между параллельными зависит от увеличения числа насечек и от угла их наклонения к горизонталям. Дело объясняют тем, что зрительное измерение углов совершается через сравнение их с прямым углом и через попытку привести их к прямому. Острые углы при этом представляются тупее начерченных, а тупые — острее начерченных. Со своей стороны, я позволяю себе думать, что дело здесь заключается в условно-рефлекторном влиянии на рецепцию параллельных добавочных насечек, которые принимаются за сигнал перспективного удаления параллельных пар вдаль, то вправо, то влево от рассматриваемого участка. Дело идет здесь не о борьбе двух полей зрения, но о борьбе в пределах одного и того же поля зрения между рецепцией параллельных с перспективным изменением их продолжений.

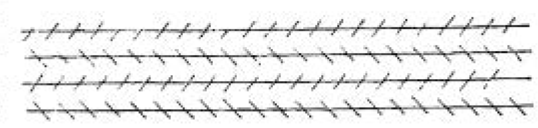


Рис. 54. Объяснение в тексте.

Возможно, что в этом же направлении надо толковать возникновение и изменение кривизны в элементах фигуры в зависимости от угла наклонения к ним дополнительных секущих (рис. 55). Квадрат деформируется наложенными на него секущими в смысле вытягивания соответствующего угла в сторону удаляющейся перспективы той «крыши», которая намечается секущими. Окружность деформируется то в сторону уменьшения, то в сторону увеличения кривизны в зависимости от меньшей или большей перспективы в «крыше» секущих. Угол, задаваемый секущими, то стягивает, то растягивает наложенный на него рисунок. Что сходящиеся и расходящиеся прямые могут играть роль направляющих линий для перспективной оценки наложенных на них фигур, это иллюстрируется нагляднее всего следующим образом. Сделаем шаблон с контуром человеческой фигуры и воспроизведем с его помощью на доске соответствующую фигуру последовательно три раза (рис. 56). Как только мы добавим к этим фигурам пучок сходящихся прямых, фигуры до сих пор равномерные, принудительным для нас образом окажутся постепенно возрастающими по размерам, и легко заметить, что это произойдет от условно-рефлекторного действия сходящегося пучка прямых, принимаемого за сигнал удаляющейся перспективы. Наиболее удаленная в этой условной перспективе фигура рецепируется, как наиболее высокая. И это с настойчивостью наглядности при всем том, что мы сами чертили эти

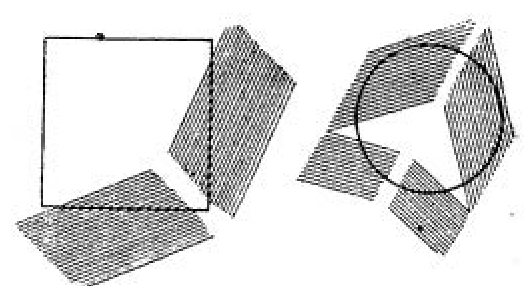


Рис. 55. Объяснение в тексте.

фигуры как шаблонно-одинакие. К этой же категории метрической переоценки размеров заведомо равных отрезков в зависимости от появления на чертеже добавочных линий относится следующий случай, привлекающий к себе внимание в особенности своей простотой. Чертим на доске горизонтальную прямую линию (рис. 57). Делим ее пополам. Затем к концам левого отрезка пририсовываем сходящиеся стрелки, к концам же правого отрезка пририсовываем расходящиеся стрелки. Тотчас же после этой добавки левый отрезок становится значительно более длинным, чем правый. Как только сходящиеся и расходящиеся отрезки получат значение направляющих линий удаляющейся или приближающейся перспективы, удаляющийся отрезок начинает оцениваться как относительно большой, а приближающийся отрезок начинает оцениваться как относительно короткий. Возможно также дополнительное влияние кругов рассеяния на сетчатке, легко возникающих при не вполне фокусной рецепции рисунка. Круги рассеяния для правой половины рисунка будут, очевидно, сближены между собою по сравнению с левой половиной. Роль кругов рассеяния отметил здесь Э й н т х о в е н.

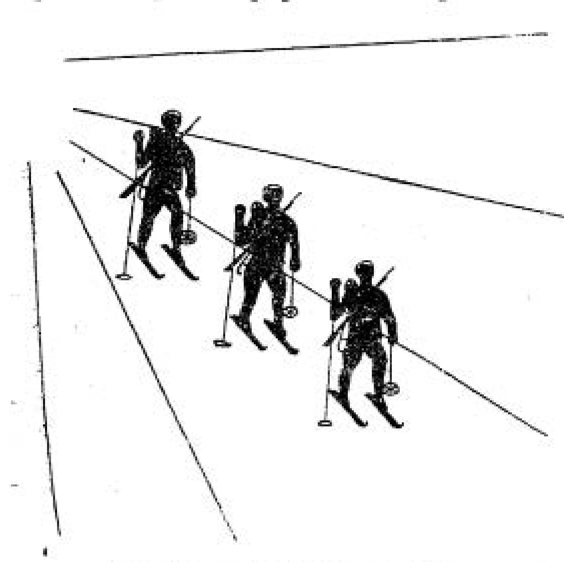


Рис. 56. Объяснение в тексте.

Когда мы сами вычерчиваем фигуры и затем наблюдаем деформирующее влияние на них дополнительных штрихов, преимущества такого наблюдения в том, что мы можем широко экспериментировать в нанесении дополнительных линий, дабы видеть значение их густоты, углов наклонения, сходимости или расхождения и т. п.



Рис. 57. Объяснение в тексте.

Почти во всех случаях, которые мы рассмотрели, можно заметить, что первоначальная зрительная рецепция начерченной фигуры, совпадающая с рецепцией ее контактным осязанием, удерживается и дает себя знать во все дальнейшее течение опыта с ее деформациями теми или иными влияниями. Дополнительные штрихи стягивают или растягивают фигуру, увеличивают и уменьшают ее по частям, но эти перемены и удается уловить потому лишь, что первоначально воспринятый образ дает себя знать и сопротивляется деформациям. Первоначальная рецепция фигуры, например, квадрата или окружности, продолжает играть роль исходной ориентировки для того, чтобы заметить и оценить дальнейшие деформирующие влияния. При этом первоначальный ориентирующий образ удерживается тем устойчивее, чем более он геометрически правилен, симметричен и прост, т. е. чем легче он воспринимается как целое, вполне закономерное

множество точек. В высшей степени замечательны наблюдения на больной сетчатке, опубликованные Фухсом в 1921 г. Когда мы имеем частичную амблиопию сетчатки, т. е. местное притупление и искажение зрительного восприятия, то на пограничной зоне наблюдается следующее:

a) если правильная фигура воспринимается частью здоровой, частью амблиопической частью сетчатки, происходит спор образов, которые воспринимаются или целиком, как геометрически правильные, или как целиком деформированные;

b) окружность, эллипс, симметрическая звезда продолжают восприниматься как правильные фигуры, пока на здоровую часть сетчатки приходится достаточный участок фигуры: «часть фигуры содержит в себе закон целого»;

c) правильная фигура реципируется целиком и в том случае, если на слепой части сетчатки нет ее продолжения;

d) положительный след правильной фигуры воспроизводится целиком, хотя бы определенная часть ее во время рецепции приходилась на слепую часть сетчатки.

В восприятии так наз. «правильных» фигур, т. е. хорошо знакомых и узнаваемых по своей закономерности, зрительный анализатор участвует и периферическими и центральными своими частями, а частичный выпад периферической реакции не мешает восприятию и узнаванию закономерности целого подобно тому, как геометр по уравнению, которому удовлетворяет небольшой отрезок кривой, уже предвидит полностью весь остальной ход наметившейся линии.

Способность экстраполировать и воспроизводить в качестве законченного по форме положительного следа частично воспринятую фигуру разъясняет нам одно затруднение, связанное со стереоскопической оценкой глубины по бинокулярному параллаксу. Мы видели выше, что дело идет о зрительном ощупывании стереометрического образа на расстоянии путем надвигания и отодвигания горотера на его предполагаемый передний и задний план. В свое время Дове (1858) и Дондерс (1867) указывали с достаточным основанием, что такое ощупывание предмета посредством переменной конвергенции требует времени, между тем стереометрическое восприятие образов в стереоскопе получается уже при мгновенном освещении картины электрической искрой. Если освещающая искра открывает зрительное поле для обозрения всего на 0,003 σ, то от более или менее правильных и знакомых образов остается положительный след, достаточный по длительности для того, чтобы стереоскопическое узнавание его могло совершиться.

Давно поднимался вопрос, почему не дают нам себя знать слепые пятна наших сетчаток, соответствующие местам вхождения зрительных нервов. Для их открытия требуются специальные условия опыта Мариотта. Экстраполирования видимых образов в амблиопические части сетчаток достаточно поясняют нам возможность подобного экстра- и интерполирования зрительных образов на области слепых пятен.

Когда дело идет о констатировании «правильных» образов в нашем зрительном поле, это значит, что мы узнаем на расстоянии более или менее знакомые нам относительно простые фигуры, многократно проверенные совокупностью зрительно-осязательных рецепций и измерений. Когда проверки осязанием быть не может и дело идет о предметах, от нас очень отдаленных, мы продолжаем проектировать их применительно к тем правильным фигурам, которые всесторонне знакомы нам на основании практической осязательно-зрительной проверки в прошлом. Постепенно открывается на основании цепи накопляющихся сведений о видимом астрономическом пространстве, что первоначальный проект ночного светила,

представлявший его наподобие монеты, приделанной к потолку, хотя и прост, но не вполне точен и должен быть спроектирован совсем заново. Но и в новой, более близкой к действительности, редакции зрительный образ луны стоит перед нами, как проект осязательной реальности, находящейся от нас на расстоянии в пространстве и времени, но принципиально подлежащей, как и всякое геометрическое тело, осязательному контролю, лишь бы только добраться до нее, преодолев расстояния.

Пока констатируются и рецепируются в особенности знакомые «правильные» зрительные образы, получается отбор их в среде с противопоставлением их всему прочему материалу фактов, упрямому в отношении наших попыток подчинить его известным нам прежним закономерностям. Мало-помалу мы переносим внимание на самые эти упрямые факты и научаемся распознавать и читать в них самих их своеобразную правильность, т. е. те самобытные и от нас независящие законы, которым они подчинены. Вместе с тем и поле нашей рецепции в среде все расширяется по мере усваивания нами новых и новых ее законов. По мере усваивания правильностей и законов среды вырабатывается достаточно адэкватный ключ к ее восприятию, т. е. специализирующийся аппарат рецепции. «Ощущать» и рецепировать мы можем только отношения, и отношения закономерные, по мере того, как более или менее научаемся воспроизводить и отражать в своих приборах закономерный порядок воздействий среды на нас. Придуманное идеалистической философией положение, согласно которому внешняя среда представляет собою беспорядочную и аморфную груду сырого материала, в который впервые человеческая мысль вносит порядок и законы, не отвечает, без сомнения, физиологической действительности. Рецепция и мысль отражают законы, данные в среде, но отражение это нельзя представлять себе, конечно, ни как механическое отбрасывание рефлектором, ни как пассивное принятие отпечатка от твердой формы, совершающееся мгновенно или даже независимо от времени, как независима от времени геометрическая форма в школьном представлении. Более или менее адэкватное отражение исторически вырабатывается по мере возникновения способности заметить, уловить, воспринять и воспроизвести новые стороны действительности, может быть, еще не виденные и не доступные для рецепции прошлого.

Мы много говорили о соотношениях между чисто зрительной фоторецепцией и непосредственно-контактной кожно-тактильной рецепцией. Предметная рецепция в среде слагается из взаимодействия и взаимного контроля этих двух аппаратов восприятия. Взаимодействие аппаратов рецепции скрывает за собою взаимодействие соответствующих рефлекторных дуг. Сегментарная схема центральных приборов и рефлекторных дуг помогает нам разобраться в порядках взаимного влияния головных рецепторов и рефлексов на расстояние, с одной стороны, с контактными рецепторами и рефлексами на непосредственное прикосновение кожных сегментов к раздражителю, — с другой. Рефлексы этих двух обширных порядков оказываются на положении то взаимно подкрепляющих и сотрудничающих систем, то на положении борьбы и торможения. Типичный случай последнего положения имеем мы там, где дело идет о влечении животного к предмету на расстоянии и о коррекции этого влечения по рефлексам с коротких дуг местного действия. Примеры этих отношений мы видели в лекциях, посвященных нервным центрам. Когда мы говорим о влечениях к дальнему источнику раздражения и о корректирующих рефлексах, разница здесь, очевидно, не принципиальная. Дело идет о мышечно-нервной деятельности, направленной то на более далекое рас-

стояние, то на более близкое расстояние, или о нервных приборах более дальнего и более близкого действия. В результате взаимодействия влечений и коррекций возникает бо́льшая или меньшая глубина хронотопа, в пределах которого оказывается достаточно ориентированной жизнедеятельность того или иного вида. Сравните пределы доступной для текущей ориентировки окружающей среды в пространстве и времени у таких форм, как моллюск, бабочка, угорь, птица, кошка или человек.

Мощным орудием ориентировки в среде является возможность откладывать в складках памяти организованные следы от пройденных обстановок среды в связи с прошлыми влечениями и коррекциями в них. Это — наши представления и памятки, интегральные образы, опираясь на которые мы строим свои текущие проекты дальнейшего поведения в обновляющейся среде. Величайшие преимущества, возникающие с наличием этих следовых образов, связаны с тем, насколько мы можем привлекать их к текущему делу в порядке воспоминаний и справок и насколько далеко можно строить по ним предвидения и проекты предстоящего будущего.

В физиологической оптике мы говорим о борьбе полей зрения, о борьбе в одном и том же поле зрения между более или менее правильным образом и деформирующими его факторами, о реципрокных отношениях между приборами сумеречного и дневного зрения и т. п. Дело идет и здесь о борьбе рефлексов и о конфликте рефлекторных установок. На основании наших прежних соображений мы склонны думать, что эти случаи борьбы и конфликта между возбуждениями говорят всякий раз об общности субстрата, на котором принуждены развертываться сталкивающиеся процессы. Это побуждает ожидать, что тормозящее действие между встречными процессами может быть взаимным в пользу то одного, то другого. Поэтому было бы принципиально односторонним полагать, будто физиологическая коррекция действия всегда и везде сводится на ограничение и сбивание дальнего проекта и влечения короткими контактными рефлексами. Коррекция очень часто выражается в сбивании ближайшего и трудно преодолимого контактного рефлекса дальним проектом. Памятным образцом этого служит Муций Сцевола.

ЛЕКЦИЯ XXXVI

РЕЦЕПТОРЫ И РЕАКЦИИ ВОСЬМОГО ЧЕРЕПНОГО НЕРВА[1]

Восьмая пара черепных нервов связана с рецепторами внутреннего уха. Здесь мы имеем три рода нервных рецепторов: 1) о т о л и т о в ы е органы, 2) к р и с т ы полукружных каналов и 3) нервные выходы К о р т и е в а органа в улитке. Первый и второй рецепторы связаны с в е с т и б у л я р н ы м и в е т в я м и VIII н е р в а и обслуживают рефлекторные приборы «нормальной установки головы» в поле силы тяжести вместе с рефлекторной поддержкой равновесия тела в пространстве в условиях покоящейся позы и при ускорениях. Третий рецептор внутреннего уха связан с к о х л е а р н ы м и в е т в я м и VIII н е р в а и несет на себе функцию периферического восприятия собственно слуха. Под именем *vestibulum* мы имеем в виду ту часть кожистого лабиринта, которая несет в себе нервные выходы отолитовых приборов и крист полукружных каналов. Под именем *cochlea* разумеется улитка со специально слуховым рецептором Кортиева прибора.

Мы имели случай говорить достаточно подробно о значении «нормальной установки головы» в поле силы тяжести как для организации п о к о й н о й п о з ы т е л а н а б л ю д а т е л я, так и для возможности развить достаточно точное з р и т е л ь н о е и а к у с т и ч е с к о е н а б л ю д е н и е в окружающем пространстве. Покамест не обеспечена

на достаточно продолжительное время поддержка неподвижной позы головы в пространстве, в распоряжении животного еще нет устойчивого «начала координат», относительно которого было бы возможно достаточно точно наблюдать неподвижность или различные степени и направления движения предметов, а также расстояния до источников зрительной и акустической сигнализации. Для нас понятно, почему мощное развитие коры полушарий, т. е. аппарата ганглиозных надстроек над рецепторами

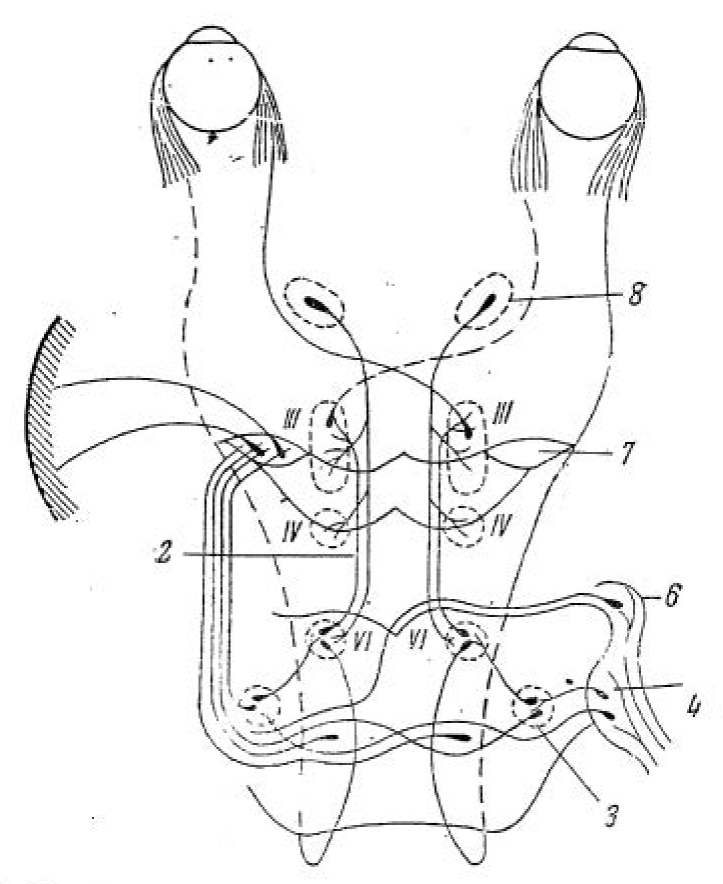


Рис. 58. Межцентральные связи аппарата установки глаз с аппаратом слуха. *1* — слуховые центры в коре, *2* — задний продольный пучок, *3* — *Oliva superior*, *4* — *N. cochleae*, *5*—*Nucleus ventralis*, *6*—*Tuberculum acusticum*, *7*—*Corpus geniculatum mediale*, *8* — ядро заднего продольного пучка.

зрения и слуха, начинается только в тех зоологических родах и видах, где успел сложиться в достаточной степени аппарат рефлекторной поддержки головы в неподвижной позиции, т. е. рефлекторные дуги тонической иннервации, опирающиеся на показания рецепторов вестибулярного лабиринта. Ближайшее соседство рецепторов вестибулярного лабиринта с рецепторами слуха, а также богатая увязка их посредством межцентральных путей с ганглиозной системой, обеспечивающей движения и установку глаз, перестают быть для нас морфологической случайностью. За этими анатомическими связями скрывается тесная физиологическая увязка установки наблюдательской позы животного с возможностью раз-

вить достаточно точную ориентировку на расстоянии по слуховым и зрительным сигналам (рис. 58).

Физиологическим порогом мы называем тот минимум действия внешнего раздражителя на возбудимые системы организма, который способен вызвать в последних слабейшие признаки реакции. В настоящее время следует считать установленным, что первым, наиболее слабым типом реакции является местное и далее не распространяющееся возбуждение проводящей ткани, продолжающееся очень короткое время в той области, куда был приложен непосредственно раздражитель. Этот слабейший признак возбужденного состояния, связанный с местной электроотрицательностью, продолжающейся очень короткое время на месте воздействия раздражителя, получил название «местного состояния возбуждения» (local excitatory state английских физиологов). Если усиливать прилагаемое раздражение, легко достигнуть рубежа в величине раздражения, начиная с которого реакция возбуждения перестает локализироваться на месте раздражения, но переходит в волны возбуждения, распространяющиеся из места раздражения в более или менее отдаленные области организма. Это уже начало типичной сигнализации с места раздражения к центральным органам. И мы имеем здесь второй физиологический порог, который предполагает для себя более сильные раздражения, чем те, которые характеризовали собою первый порог, приуроченный к началу слабейших местных и нераспространяющихся реакций. Усиливая раздражения над вторым порогом, мы получаем более обширные области распространения волн возбуждения и, соответственно, более широко иррадиированные физиологические реакции. Наконец, мы можем достигнуть еще нового рубежа в величине раздражения, когда реакция начинает сопровождаться ощущением того или иного характера или качества. Это — третий порог, и его приходится назвать «порогом ощущения» в том смысле, как этот термин понимался в психофизиологических лабораториях. Таким образом, постепенно увеличивая раздражение, мы имеем переходные формы возрастающей реакции с качественными преобразованиями последней:

1) порог реакции местного нераспространяющегося возбуждения;

2) порог возникновения распространяющихся волн возбуждения и нервных импульсов;

3) порог ощущения.

Третий из этих порогов предполагает в своей подпороговой области нервное возбуждение, успевшее подняться от порога местной реакции до порога возникания распространяющихся волн возбуждения и далее до тех степеней нервной сигнализации, когда к реакции начинает привлекаться сознание. Этот третий порог и есть «порог сознания».

Поскольку процессы, возникающие над порогом сознания, предполагают для себя более значительные величины раздражения и более специальные условия, они представляются более узкой сферою реакций в относительно обширной области распространяющихся нервных сигнализаций и процессов, которые остаются под порогом сознания. А область подсознательных нервных сигнализаций и координаций, в свою очередь, предполагает под своим порогом еще более обширную область местных реакций на слабейшие воздействия среды и ее факторов. Таким образом, отношения между тремя порогами и областями реакций, которые этими порогами ограничиваются, могут быть представлены в виде трех последовательно входящих друг в друга площадей, в которых пояс γ соответствует промежутку между порогами 1 и 2, пояс β соответствует промежутку между порогами 2 и 3, а круг α отвечает области сознания (рис. 59).

Естественно, что когда дело доходит до возникновения ощущения в области сознания, тем самым предполагается предварительная работа более или менее сложной системы сигнализаций и координаций в подсознательных областях β и γ подобно тому, как наблюдаемый нами на поверхности цветок кувшинки предполагает осуществление сложнейших физиологических процессов в подводных частях тела этого растения. К тому моменту, когда возникают ощущение и восприятие в сознании, волны нервного возбуждения должны успеть проделать уже много путей между ганглиозными клетками и даже центральными этажами. Наиболее «простое» и «элементарное» ощущение, которое мы можем получить в специальном опыте лаборатории, предполагает за собою более или менее сложную нервную работу в подпороговой области.

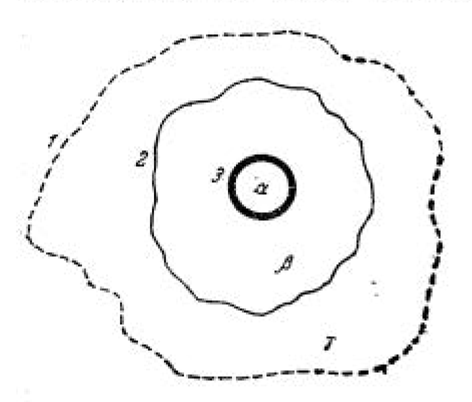


Рис. 59. Объяснение в тексте.

Мы знаем, что пороги возбудимости переменны. Есть достаточные основания полагать, что и пороги на переходах от строго местных возбуждений к реакциям сигнализирования посредством волн возбуждения, а от этих последних к реакциям, сопровождающимся ощущениями, так же переменны. Момент наступления ощущений на основе возбуждений и сигнализации в афферентной системе может быть очень отставлен во времени, и возбудимость в смысле появления ощущений может быть значительно снижена в порядке сопряженных торможений по поводу сосредоточения рецепции в аппаратах каких-нибудь иных различений. Когда стрелок целится из ружья при бинокулярном смотрении, в поле его сознания имеется только правое поле зрения, он воспринимает с точностью прицел, мушку и мишень, как они открываются на зрительной оси его правого глаза, тогда как сопряженное с текущей целевой установкой торможение в открытом левом глазу сказывается в том, что соответствующее левое зрительное поле не ощущается, порог наступления ощущений здесь значительно повысился. Но это отнюдь не значит, что с левого глаза нет рецепций и сигнализаций к центрам. С левого глаза продолжают восходить нервные импульсы и подпороговые (в психологическом смысле) сигнализации, поскольку поле зрения левого глаза фактически не безразлично для установки стрелка в целом. Сопряженное торможение при доминанте на стрелковую цель сказывается при этом в расширении района подсознательных иннерваций и в повышении порога для зрительных ощущений слева.

Поскольку до порога к α имеет место сложный и многократный отбор восходящих нервных сигнализаций и импульсов в местах их конвергирования к межуточным общим путям, обеспечивается и многократная проверка пропускаемых афферентных импульсов по степеням их соответствия и биологической адэкватности стимулам и закономерностям внешней среды. Тем самым даны достаточные физиологические основания для того, чтобы ощущения и закономерности между ними в самом деле отражали собою закономерности внешней среды.

В некоторых областях рецепции пороги к γ, β и α оказываются очень сближенными между собою, т. е. локальная нервная реакция на местах очень быстро переходит в срочную сигнализацию к центрам, а реакция

центров почти сразу отражается в ощущении. Так обстоит дело, повидимому, в области собственно акустической рецепции с Кортиева органа и кохлеарных ветвей VIII нерва. В других областях рецепции, напротив, почти вся работа остается в области γ и β и чрезвычайно редко заявляет себя над порогом ощущения в области α. Такова, в частности, великая область проприоцептивной сигнализации и координации с включением в нее систем вестибулярного лабиринта. Мы постоянно пользуемся превосходными координациями и ориентировками нашего тела по показаниям проприоцепции и лабиринтов, тогда как ощущения из этой области доносятся до нашего сознания лишь в экстренных случаях, при необычных положениях или при заболеваниях.

В предыдущих лекциях мы имели случай говорить о тонических рефлексах и преобразованиях позы тела в зависимости от проприоцептивных и лабиринтных рецепций. Шейные рефлексы, компенсаторные установки глаз, нормальная установка головы в поле силы тяжести, экстероцептивная установка тела, все эти перераспределения тонуса протекают, независимо от ощущений и при заведомом их отсутствии при перерезках нервного ствола. И в нормальных условиях, когда нам приходится в трамвае ехать стоя, мы post factum отдаем себе отчет в том, как прекрасно наше тело удерживало равновесие в позе стойки своими рефлекторными средствами при всех колебаниях вагона без привлечения сознания, которое могло быть занято в это время какой-нибудь трудной задачей. Только в экстренном случае, по поводу особенно невежливого толчка или большой центробежной силы на закруглении, привлекается сознание к задаче удержать равновесие позы. И тогда мы привлекаем к делу аппараты зрения и осязания.

Если проследить собственно за проприоцептивными и вестибулярными рецепциями при закрытых глазах, то можно заметить некоторые специальные ощущения, смысл которых раскрывается тотчас же. Равномерное движение нашего тела в целом при закрытых глазах ощущается лишь вначале и в конце, при положительных и отрицательных ускорениях. Достаточно быстрые движения в лифте при подъеме и опускании с завязанными глазами дают ощущения отяжеления в первом случае и облегчения—во втором. В то же самое время можно уловить реакцию тонического сгибания ног в первом случае и тонического разгибания — во втором. Таким образом, когда тело несется навстречу силе тяжести, возникает рефлекторная тенденция присесть, и эта поза приседания отражается в сознании как отяжеление тела. Когда тело несется от силы тяжести, наблюдается рефлекторная тенденция выпрямиться, и поза выпрямления отражается в сознании как облегчение. Когда в порядке симптома Барани поднимается и выпрямляется рука в позе Vorbeizeichen, то человек с закрытыми глазами ощущает всего лишь неожиданное облегчение в той руке, которая поднимается. Если правый лабиринт подвергнуть действию холода или анода, происходит вращение шеи и головы вправо, отклонение разогнутых рук вправо с постепенно развивающим склонением корпуса вправо же, наконец, падение вправо и назад. В это время, если глаза закрыты, ощущается лишь облегчение слева и отяжеление справа, на стороне падения. Обоюдостороннее охлаждение лабиринтов влечет через некоторое время падение вперед, при этом человек ощущает в теле движение вперед, а если раскрыты глаза, — вращение окружающих вещей около фронтальной оси на 90° назад. Обоюдостороннее согревание лабиринтов ведет к отклонению и далее к падению назад, с ощущением давления назад и вращением вещей вперед. Когда руки в порядке тонического рефлекса опускаются, рождается ощу-

щение их *отяжеления*. Когда они рефлекторно поднимаются, возникает ощущение их *облегчения*.

Это — поучительные примеры соотношений между *ощущениями и движениями* в теле. Излюбленный и традиционный способ экспериментального изучения ощущений в психологических лабораториях заключался в вызове «элементарных», точечных восприятий в коже в совершенно искусственных условиях точечного приложения раздражителей к покровам и при инструкции подопытному не двигаться во время опыта. Более удачные и более близкие к природе условия даны там, где есть возможность наблюдать и изучать *натуральные сочетания двигательных реакций и сопровождающих их ощущений с переходами и зависимостями между ними*, как это дается в руки наблюдателя в только что приведенных примерах ощущений, сопровождающих столь регулярно тонические рефлексы.

Как видим, в области лабиринтно-проприоцептивных реакций сфера рецепций и регуляций между порогами 1 и 3, т. е. в подсознательных районах γ и β, очень обширна, и до ощущений в области α доходят только сложные результаты нервной интеграции, успевающие сложиться в текущих условиях. То, что психологу представляется, как простое и далее неделимое, «элементарное» ощущение, физиологу раскрывается, как чрезвычайно сложный результат возникновения, проведения, попутной трансформации и координирующего торможения нервных влияний и импульсов, пробирающихся от мест исходного раздражения до таламусов и до ганглиозных слоев коры большого мозга. Поскольку до *порога сознания доводятся интегрированные результаты возбуждения межцентральных механизмов*, бесчисленное множество раз проверенных в опыте поколений, в порядке наследственной передачи и в порядке пробных временных связей в границах индивидуального опыта, закономерности восприятий и ощущений отражают собою закономерности обновляющейся среды.

В общем, как правило, однообразно затянувшаяся, монотонная и автоматизированная деятельность перестает ощущаться при всем том, что проприоцептивные сигналы идут к центрам неутомимо и бдительно. Тем больше готовность центров отметить срочным сигналом ту или иную новость и быструю перемену в среде и в теле наблюдателя. Экстренный раздражитель 1) обращает на себя внимание, 2) тормозит образование и воспроизведение временных связей, 3) может вызвать ощущение, 4) тем самым привлекает к данному экстренному раздражителю высшие нервные этажи, и с этого момента вступают в дело те механизмы высшей нервной деятельности, которые мы называем комбинаторикой, выбором, изобретательством, талантом предвидения и стратегической находчивости.

Биологически нет ничего особенно парадоксального в том, что унаследованные и древние нервные механизмы, действующие под порогом сознания, могут реагировать на ближайшую среду и решать простые задачи более тонко и безошибочно, чем более высокие и новые механизмы верхних центральных этажей с их наклонностью к пробному выбору из множества уравненных возможностей. Бывает подчас очень полезно для заблудившегося в лесу всадника бросить повод и положиться на коня, который выведет к жилью по обонянию.

Адэкватными раздражителями для вестибулярных рецепторов являются *тяжесть* с ее направлением (отолитовые органы в *utriculus* и *sacculus*) и затем *ускорения* положительные и отрицательные

(полукружные каналы со «слуховыми гребешками» в ампулах). В теснейшей связи с проприоцептивными приборами показания вестибулярного лабиринта ориентируют нервные центры в обеспечении и организации оперативного покоя, т. е. положения покойного (неподвижного) наблюдения посредством рецепторов на расстоянии.

Рефлекторно поддерживаемая поза относительно оперативного покоя является фоном, на котором разыгрываются отдельные эпизоды фазной рефлекторной деятельности под влиянием текущих стимулов из внешней среды. Устойчиво поддерживаемая поза испытывает частичные или более или менее обширные торможения, когда приходит время дать место тому или иному срочному рефлексу на экстренный сигнал среды. По общему правилу низшие формы рефлекторной деятельности при этом тормозятся и уступают место реакциям более высоких этажей. Постепенно, в порядке фило- и онтогенетической культуры вырабатывается уменье видеть и рассматривать среду при покое конечностей, т. е. без попытки дополнительного осязания. Еще следующая ступень — уменье думать без зрения, т. е. разбираться в среде дальше и вне границ непосредственной световой рецепции. Можно привести немало исторических примеров, когда глубокий мыслитель и одаренный геометр оказывался слепцом с раннего детства. Да будет мне позволено вспомнить здесь добрый образ из моего детства—слепца Платона Яковлевича, крестьянина деревни Шатина Арефинской волости, прежнего Рыбинского уезда, сосредоточенного умника и путника по окрестным лесным дорогам и речным лавам, через которые он пробирался безошибочно многие версты, нащупывая дорогу костылем и поддерживая тихую беседу с самим собою или со встречными людьми. Давние наблюдения говорят, что непременным условием развития мозга и умственных способностей у слепца является сохранность слуха. Прирожденные глухие люди или оглохшие в раннем детстве являются почти всегда людьми с более или менее угнетенной умственной жизнью. Слух является еще более необходимым рецепторным аппаратом для развития коры головного мозга, чем зрение. И мы можем сказать, что уменье предвидеть события по слуховым сигналам, независимо от зрительной рецепции, есть достижение еще более высокой культуры головного мозга, чем все предыдущие ступени его развития. Сравните с предыдущими положение флагмана в современном бою, когда он видит лишь ближайших к себе представителей своей эскадры и также лишь ближайшие корабли противника, тогда как все прочие силы сражающихся сторон связаны с ним только при помощи условных сигналов радиоприемника, а ответственность за ход боя и за тысячи подчиненных человеческих жизней зависит всецело от степени уменья отражать срочно в своем представлении все непрерывные изменения в расположении сил невидимого противника относительно невидимых же частей подкомандной эскадры. Покойный Цион мог назвать ушной лабиринт, включая в него оба его отдела, органом математического восприятия, настолько аппарат рецепции и восприятия непрерывными переходами вливается здесь в аппарат точного мышления и предвидения событий на громадных расстояниях в пространстве и времени. Я имею в виду одну из последних работ Циона: «Das Ohrlabyrinth als Organ des mathematischen Sinnes» (Berlin, 1908).

Теперь мы должны перейти собственно к слуховому отделу лабиринта, к тем нервным выходам VIII нерва, которые носят название *striae acusticae* и расположены в улитке (*cochlea acustica*). Улитка развита только у высших позвоночных двух великих классов: *Sauropsida* и *Mammalia*. Можно ли смотреть так, что длина улитки и ее скручивание возрастают по мере развития слуховой рецепции? Здесь надо принять во внимание следующий ряд:

ехидна	имеет улитку	в $1/2$	оборота
еж и хомяк	имеют »	в $1^1/_2$	»
кошка и человек	» »	в $2^1/_2$	»
бык	имеет »	в $3^1/_2$	»
морская свинка	» »	в $4^1/_2$	»
тушканчик	» »	в 5	оборотов.

У нас нет никаких оснований полагать, что бык или тушканчик являются музыкальными животными! Впрочем мы увидим далее, что это более или менее явный предрассудок — усматривать в музыкальном

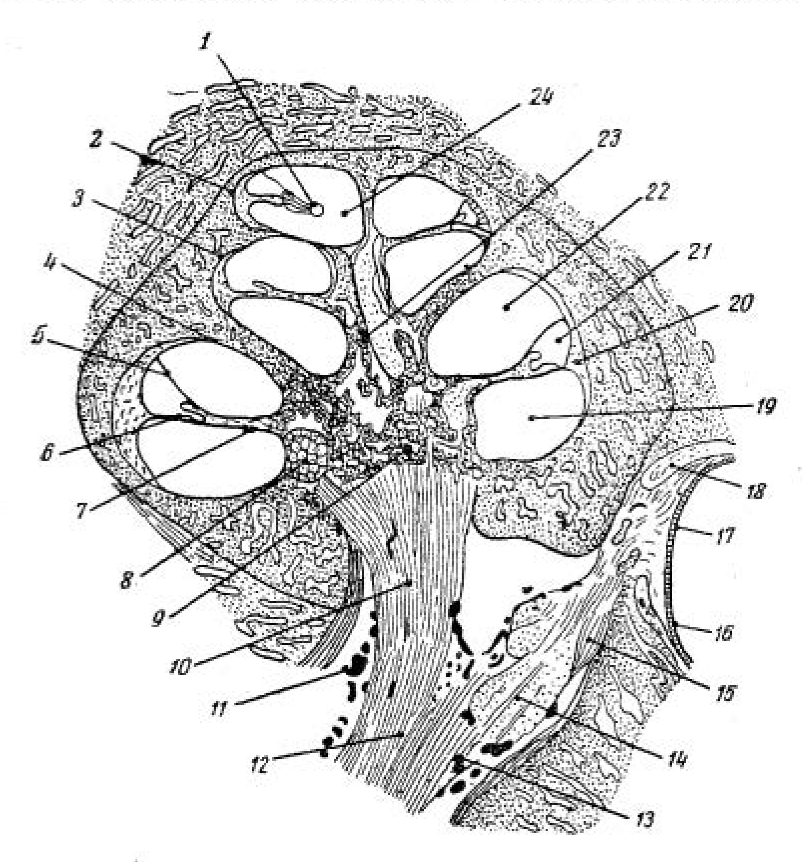


Рис. 60. Улитка новорожденного в разрезе по оси (из Абдерхальдена). Срез через декальцинированную улитку новорожденного ребенка. 1 — *Hamulus laminae spiralis*, 2 — верхушечный виток, 3 — средний виток, 4 — базальный виток, 5 — *Membrana vestibularis* (Reissneri), 6 — *Lamina basilaris (spiralis membranacea)*, 7 — *Lamina spiralis ossea*, 8 — *Ganglion spirale cochleae*, 9 — *Basis modioli*, 10 — *N. cochlearis*, 11 — *Meatus acusticus internus*, 12 — *N. acusticus*, 13 — *N. vestibuli*, 14 — *Ganglion vestibulare*, 15 — *N. saccularis*, 16 — стенка *Sacculus*, 17 — *Macula acustica sacculi*, 18 — *Spatium perilymphaticum vestibuli*, 19 — *Scala tympani*, 20 — *Lig. spirale cochleae*, 21 — *Ductus cochlearis*, 22 — *Scala vestibuli*, 23 — *Modiolus*, 24 — *Helicotrema*.

восприятии главную функцию слухового рецептора. Это — предрассудок человека и, в особенности, городского человека. В натуральных условиях работа слуха направлена в особенности на задачу восприятия более или менее низких шорохов и шумов, по которым можно было бы достаточно точно ориентироваться в расстояниях и направлении источников звучания.

ЛЕКЦИЯ XXXVII

КОРТИЕВ ОРГАН

Зачаток будущей улитки представляет собою соединительнотканное образование, которое по мере развития подвергается вторичному рассасыванию в отдельных участках параллельно с окостенением футляра. В результате возникают перилимфатические полости между кожистой улиткой и костным футляром. Кожистая улитка является, таким образом, деликатным прибором, заключенным в защитный футляр «костной улитки», причем в костном футляре остается как бы запасное пространство полостей, выполненных перилимфою (рис. 60). Перилимфатические полости начинаются из *vestibulum*, от овального окна (*fenestra ovalis*), в которое толкает подножие стремячка среднего уха, когда оно приводится в колебания со стороны барабанной перепонки. От овального окна перилимфатическая полость поднимается над кожистой улиткой и параллельно с нею в виде коридора *scala vestibuli* вплоть до узенького канала *helicotrema* на вершине улитки; этот последний канал образует сообщение восходящего коридора *scala vestibuli* с нисходящим коридором *scala tympani*, который является продолжением перилимфатической полости, идущим теперь уже под кожистой улиткой вплоть до круглого окна (*fenestra rotunda*). Круглое окно затянуто соединительнотканной перепонкой, которая колеблется в сторону полости среднего уха под влиянием колебаний перилимфы, когда последняя испытывает толчки со стороны стремячка и *fenestra ovalis*. Кожистая улитка оказывается внутри костного футляра прикрепленною с одной стороны к костной пластинке *sulcus spiralis*, с другой—к стенке футляра, образуя на поперечном сечении треугольник, направленный вершиной к *sulcus spiralis*, а противолежащей стороной — к противолежащей стенке футляра. Внутри кожистой улитки имеется канал *ductus cochlearis*, продолжающийся на протяжении всех извивов параллельно предыдущим перилимфатическим коридорам. Он наполнен эндолимфой и отделен от *scala vestibuli* тонкой кожистой пластиной *membrana Reussneri*. От *scala tympani* он отделен более плотной соединительнотканной стенкой *lamina basilaris*, в которой обращают на себя внимание поперечные соединительнотканные тяжи, или струны, натянутые от *sulcus spiralis* до противоположной стенки костного лабиринта. *Lamina basilaris* является соединительнотканным продолжением верхней поверхности *sulcus spiralis*, который образует собою относительно *ductus cochlearis* костное дно, называемое *lamina basilaris ossea*. На дне кожистой улитки располагается главный нервный аппарат улитки с нервными выходами *striae acusticae:* это и есть собственно рецептор слуха, или К о р т и е в о р г а н. Он состоит из эпителиального валика с нервными клетками, снабженными волосками, и кроющей этот валик соединительнотканной пластины *membrana tectoria*. Как надо полагать, колебания эпителиальных валиков относительно *membrana tectoria* и служат адекватным раздражением для волосковых нервных клеток, находящихся на поверхностях валиков и прикасающихся волосками к *membrana tectoria*. Кортиев орган с одним эпителиальным валиком и множеством нервных клеток на его поверхности (рис. 61, схема 1) соответствует слуховому прибору птицы. Эмбриональный Кортиев орган млекопитающего характеризуется двумя эпителиальными валиками: малым (*a*) и большим (*b*), причем и тот и другой служат опорами для множества нервных клеток (схема 2). Наконец, у взрослого млекопитающего дает себя знать дальнейший процесс рассасывания и дифференцировки в массе органа (схема 3). В малом валике появляется новая полость: Кортиев коридор в виде крыши со стропилами в виде так наз. Кортиевых стрел, опирающихся с одной сто-

роны на подвижную *lamina basilaris membranacea*, а с другой стороны на неподвижную *lamina basilaris ossea*. В большом валике появляются также полости. Собственно нервные клетки оказываются сосредоточенными в малом валике около Кортиевых стрел и притом так, что близ вершины внутренних Кортиевых стрел в сторону *sulcus spiralis* волосковые нервные клетки вытянуты в одну шеренгу, а близ вершины внешних Кортиевых стрел, на стороне Гензеновских опорных клеток, такие же волосковые нервные клетки вытянуты в три шеренги. Стропила Кортиева коридора, т. е. Кортиевы стрелы, расположены так: будучи сочленены между собою в коньке крыши, они опираются на стороне *sulcus spiralis* в костную пластинку *lamina basilaris ossea*, а на стороне Гензеновских клеток—в соединительнотканную *lamina basilaris membranacea*. Надо догадываться, что при толчках в жидкостях, выполняющих перилимфатические и эндолимфатические коридоры улитки, Кортиевы стрелы и опирающиеся на них части опорного и нервного аппарата терпят сдвиги внутри Кортиева органа, поскольку опора внутренних стропил (стрел) остается неподвижной, а опора внешних стропил (стрел) будет перемещаться.

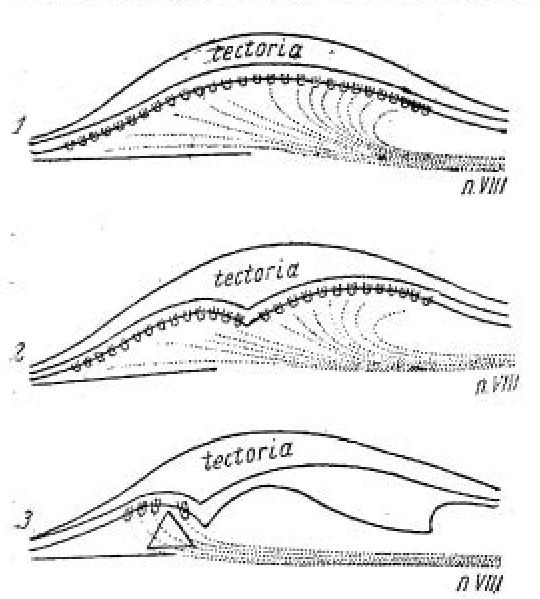


Рис. 61. Схема поперечных сечений Кортиевых органов 1) птицы, 2) эмбриона млекопитающего и 3) взрослого млекопитающего.

Обращаясь к Кортиеву органу собственно человеческой улитки, надо отметить следующее. Общая длина *laminae basilaris* вдоль по каналу улитки достигает 33,5 мм. Ширина *laminae basilaris membranacea* близ овального окна 0,041 мм. Постепенно расширяясь по мере восхождения к вершине (к «пупку») улитки, она достигает здесь 0,495 мм. Иными словами, соединительнотканная основа, на которой покоится внешняя половина Кортиева органа, успевает расшириться от овального окна до пупка в 12 раз. Нервные рецепторы включены, как сказано, в архитектуру Кортиева органа, располагаясь в четыре шеренги по сторонам Кортиевых стрел, служащих стропилами Кортиева коридора (или «Кортиевой галереи», как иногда выражаются). Кортиевых стрел в н у т р е н н и х у человека 5600, а в н е ш н и х 3850. В то же время волосковых нервных клеток во в н у т р е н н е й шеренге 3500, а в трех в н е ш н и х шеренгах 20 000. Собственно нервных волокон, отправляющихся от Кортиева органа к центрам, не свыше 4000. Внешние волосковые нервные клетки оказываются как бы присчлененными к специально дифференцированным опорным клеткам Дейтерса. Надо полагать, что при толчках в эндолимфе нервные клетки могут терпеть перемещения относительно этих опорных клеток Дейтерса. С другой стороны, подвижность верхнего конца нервных клеток с волосками ограничена тем, что весь клеточный аппарат органа прикрыт здесь сетчатой оболочкой *lamina reticularis*, в отверстия которой высовываются волоски слуховых клеток. Рядом с областью Дейтерсовых клеток и опирающихся на них трех шеренг слуховых клеток расположены мас-

сивные опорные клетки Гензена, переходящие еще ближе к стенке улитки в слой невысоких клеток Клаудиуса. Весь аппарат покрыт довольно массивной «кроющей оболочкой» (*membrana tectoria*), которая на гистологических препаратах оказывается обыкновенно прикрепленной лишь с одной стороны, именно со стороны *sulcus spiralis*, тогда как другой ее край представляется свободным в эндолимфе. Надо полагать, что это — последствия препаровки, тогда как в норме *membrana tectoria* прикреплена и другим своим концом, прилегая к контуру Кортиева органа и высунутым волоскам нервных клеток. По направлению к купку улитки *membrana tectoria* расширяется раза в три и при этом, видимо, расслабевает в своем натяжении над клетками Кортиева прибора.

В *lamina basilaris membranacea* издавна обращают на себя внимание соединительнотканные тяжи, как бы струны, протянутые поперечно от конца *sulcus spiralis* по диаметру к противолежащей стенке костной улитки. Таких струн, являющихся в сущности поперечными волокнами сплошной соединительнотканной пластинки *lamina basilaris membranacea*, у человека насчитывается 24 000.

Адэкватным раздражителем уха служат звуковые волны, т. е. продольные колебания (сгущения и разрежения) воздушной или жидкой среды. Условия передачи звуковых волн в том, в какой степени жидкие среды и мембраны будут успевать воспроизводить интервалы возрастающего и падающего давления во внешней среде. Известно, что инерция жидкости возрастает пропорционально квадратам частоты колебаний. Поэтому по мере возрастания частоты звуковых колебаний приходится чрезвычайно увеличивать силу звукового раздражения, чтобы удерживать раздражение на пороге. Замечено из наблюдений над колебаниями круглого окна лабиринта, являющегося конечным пунктом колебаний перилимфы, что оно передает у человека не свыше 20 колебаний в секунду. Существует выразительный пороговый optimum частоты и силы раздражения слухового прибора. С возрастанием частоты звуковых колебаний до некоторого предела получается выигрыш в силе звучания, требующейся для наступления порога восприятия, но после этого предела приходится все увеличивать интенсивность звука, чтобы он был слышим в области высоких тонов.

Заслугой Гельмгольца, а затем Прейера является точное определение границ слухового восприятия, т. е. тех частот звуковых колебаний, которые еще доступны различению слуховыми рецепторами. Нижнюю границу определяли, применяя длинные струны с заглушением для ослабления обертонов. Верхние границы довольно удобно определяются при помощи цилиндров Кёнига. В этом приборе мы имеем набор металлических цилиндров, дающих при ударе следующие звуки, соответственно номерам цилиндра.

Номер цилиндра	Тон	Длина цилиндра	Число колебаний в секунду
1	ut (do) ^{5}	149,0	4096
2	mi ^{5}	132,0	5120
3	sol ^{5}	121,7	6144
4	ut (do) ^{6}	105,3	8192
5	mi ^{6}	94,2	10240
6	sol ^{6}	86,0	12288
7	ut (do) ^{7}	74,5	16384
8	mi ^{7}	66,6	20480
9	sol ^{7}	60,9	24576
10	ut (do) ^{8}	52,6	32768

Верхний предел слышимости оказывается:

для детей около	20 000	колебаний	в	секунду
» взрослых около . .	15 000	»	»	»
» пожилых »	13 000	»	»	»
» стариков »	5 000	»	»	»

На человеке физиологическим критерием слышимости служит наличие или отсутствие слухового ощущения. Метод условных рефлексов И. П. Павлова дает возможность определить на животных, до каких пределов частоты акустический раздражитель еще может служить условным сигналом для тех или иных рефлекторных реакций. Оказалось, что собака различает звуки еще в пределах 80 000—90 000 колебаний в секунду.

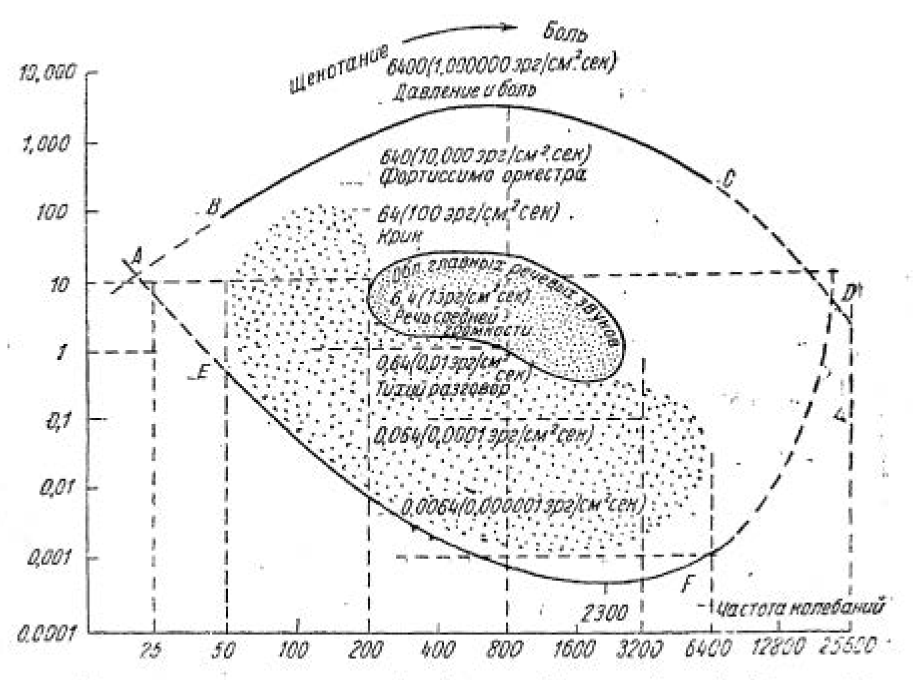


Рис. 62. Площадь слуховой реакции (по Вегелю и Гильдемейстеру). По оси абсцисс отложена возрастающая частота колебаний; по оси ординат — сила колебаний, выраженная в динах на 1 см². Дина есть сила, сообщающая массе в 1 г в 1 сек ускорение в 1 см. При этом 6,4 дины на 1 см²/сек соответствуют 1 эргу на 1 см²/сек. Для пересчета в единицах энергии надо помнить, что 1 граммокалория равна 42×10^{-6} эрга.

Вегель и Гильдемейстер в 1922 г. подвергли еще развточному измерению maxima и minima силы и частоты звуковых колебаний, в пределах которых развивается слуховая рецепция, и получили при этом предельные контуры той «площади слухового восприятия», в пределах которой возможно слуховое различение. Если начертить эту площадь относительно координатных осей, в которых по оси абсцисс отлагаются возрастающие частоты колебаний, а по оси ординат— возрастающие интенсивности звука, мы получим две пересекающиеся своими ветвями кривые с критическими точками для одной вверх, для другой вниз (рис. 62). Первая кривая дает пределы силы слухового восприятия звука для различных частот; за этими пределами колебательное раздражение чрезмерной силы воспринимается уже не как акустическое качество, но или как

щекотание, если частоты колебаний умеренны, или как боль, если частоты колебаний высоки. Вторая кривая дает пороговые пределы силы раздражений, необходимые для начала слабейших слуховых восприятий при различных частотах колебаний. Как видим, имеются весьма выразительные optima и pessima звукового раздражения и слухового восприятия, притом как в сторону пороговых, так и в сторону максимальных раздражений. Физиологи привыкли паспортизировать возбудимые системы по их возбудимости, т. е. в порогах. Надо признать, что возбудимая система паспортизируется несравненно полнее и, вместе с тем, определеннее, когда даются «площади реактивности», ограничивающие всю область тех точек с координатами силы и частоты, которые лежат в пределах адэкватных раздражений для данного прибора. Было бы очень важно охарактеризовать систематически и сравнительно в таких площадях реактивности разнообразные возбудимые системы организма, как это сделано для слуховой рецепции. Для нервно-мышечного препарата лягушки соответствующий паспорт определил с некоторыми приближениями П. И. Гуляев (1937). Наверное, нашим глазам откроются новые закономерности, когда мы получим возможность сопоставления взаимодействующих возбудимых систем по их паспортам в виде площадей реактивности.

Точки на площади Вегеля и Гильдемейстера определяются в координатах силы и частоты раздражения, причем сила звука измерялась в эргах на кв. сантиметр в секунду (42×10^{-6} эрга $= 1$ граммокалории). Здесь имеется возможность в пределах площади слухового восприятия различить еще степени громкости восприятий. Следующая таблица дает конкретный пример таких определений.

Сила звука $\frac{\text{эрг}}{\text{см}^2/\text{сек}}$	Давление звука $\frac{\text{дин}}{\text{см}^2}$	Громкость восприятия
0,00001	0,0064	едва различаемый звук
0,0001	0,064	тиканье часов
0,01	0,64	тихий разговор
1	6,4	речь средней громкости
100	64	крик
10000	640	фортиссимо оркестра
1000000	6400	боль и давление

Область звуковых сигнализаций и слуховых восприятий, применяющихся в речевой практике, представляет собою небольшую замкнутую площадь в средних частях общей площади слуховых восприятий.

ЛЕКЦИЯ XXXVIII

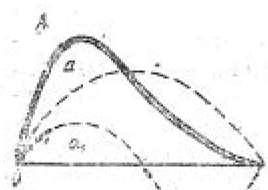
ТЕОРИИ СЛУХОВОЙ РЕЦЕПЦИИ

В звуке мы различаем силу (величину амплитуд звуковых колебаний), высоту (длину периода звуковых колебаний) и тембр (форму периода звукового колебания).

Теории слуха должны объяснить: 1) каким образом звуковой раздражитель действует на соответствующие рецепторы и 2) как возможно в рецепторе дифференциальное различение в трех указанных направлениях.

Руководящие теоретические перспективы в этой области открылись после того, как французский математик Фурье по поводу совсем других физических явлений развил принципы гармонического анализа («Théorie analitique de la chaleur», 1822).

Фурье показал, что периодика какой угодно сложности, если только в ней сохраняется в точности повторяющийся период, может быть разложена на определенное число простых синусоид, суммою которых она является. Это значит, что лишь бы у нас было ручательство в том, что данный колебательный физический процесс после ряда колебаний возвращается опять к некоторому исходному состоянию, а интервалы между такими исходными постоянными являются точно повторяющимися периодами, хотя бы и очень сложными, мы уже можем ручаться и за то, что такой правильно-периодический процесс разлагается на ряд простых синусоид, суммированием которых он получен.



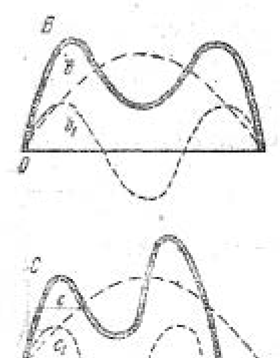


Рис. 63. Суммирование синусоид. Объяснение в тексте.

Если суммировать ординаты пунктирных синусоид a и a_1, b и b_1, c и c_1 (рис. 63), а соответствующие суммы отлагать для соответствующих моментов на перпендикулярах к оси абсцисс, мы непосредственно перейдем к более сложным периодическим кривым A, B и C. Обратно, выпрямляя полупериод a до совпадения его с осью абсцисс, мы сдвигаем дополнительные колебания сложного полупериода A до оси абсцисс и в этот момент убеждаемся, что это в свою очередь—совершенно правильное синусоидальное колебание a_1. Точно тем же путем спрямления полупериода b мы вскрываем в кривизне линии B присутствие дополнительного правильного колебания на синусоиде b_1. И также спрямлением полупериода c вскрываем в полупериоде C присутствие дополнительной синусоиды c_1. В более сложных случаях за сложным гармоническим периодом может скрываться весьма много синусоид, и мы можем их выловить одну за другой путем последовательного спрямления одного простого колебания за другим. Допустимость или недопустимость такого «гармонического анализа» колебательного процесса зависит от того, есть ли у нас точные данные за то, что данный колебательный процесс в самом деле периодически повторяется, хотя бы и с чрезвычайной сложностью периода.

Известному физику Ому (1839) принадлежит идея, что слуховой орган способен автоматически анализировать звуковую массу (сложную периодику) по той же схеме, как это делает математик при гармоническом анализе, т. е. выявляя сумманды. Предположение Ома было бы возможно, если бы в распоряжении слухового рецептора было столько же приборов, способных к простому периодическому колебанию, сколько простых звуков входит в состав приходящих звуковых масс. Если бы в распоряжении нашего уха был достаточный набор струн, относительно легко впадающих в соколебание и резонанс по поводу колебаний, приходящих из внешней среды, то по фактически впадающим в резонантное колебание струнам мы имели бы возможность судить о том, какие простые синусоидные периодики скрывала в себе приходящая звуковая масса. Получился бы автоматически совершающийся гармонический анализ сложной звуковой массы на ее простые сумманды. Отсюда, развивая идею Ома, Гельмгольц дал в 1863 г. свою знаменитую резонантную теорию слуха.

А. Резонантная теория. Человек различает простые звуки с частотами от 11 колебаний в секунду maximum до 30 000 колебаний в секунду, т. е. около 12 октав. Специально в музыке различаются колебания от $16^1/_2$ в секунду (ε контрабаса) до 4244 в секунду (c^5 малой флейты), т. е. около 8 октав.

Гельмгольц находил, что в пределах одной октавы человеку доступно еще до 600 различений. Можно было убедиться в том, что люди фактически могут различать тона, разнящиеся по числу колебаний, как 500 и 500,3 в секунду, или 1000 и 1000,5 в секунду. В таком случае на 12 октав требовалось бы $600 \times 12 = 7200$ отдельных рецепторов, а на 8 октав музыкального различения $600 \times 8 = 4800$ отдельных резонаторов.

Звуковые колебания передаются в виде волновых движений в перилимфе, которые вызывают резонирующие соколебания отдельных струн *laminae basilaris membranacea*, откуда Кортиев орган, покоящийся на названной мембране, и получает адэкватное раздражение соответственно местам текущего колебания в струнах.

Как помним, недостатка в струнах нет. По счислению Ретциуса в человеческой улитке имеется до 24 000 струн при количестве нервных клеток Кортиева аппарата 2000 внешних и 3500 внутренних, тогда как фактический диапазон слуховых восприятий нуждался бы maximum в 7200 резонаторах. В пользу концепции Гельмгольца можно привести следующие основания.

a) Нарушения и атрофии в первом обороте улитки в начале Кортиева органа, где *lamina basilaris membranacea* наиболее узка, а струны в ней наиболее коротки, сопровождаются глухотой на высокие тона (Моос и Штейнбрюкке, 1880).

b) Если на одной стороне разрушить Кортиев орган полностью, а на другой стороне разрушать его отдельные участки, можно убедиться, что восприятие высоких тонов связано с основанием улитки, а восприятие низких тонов с пупком ее.

c) При продолжительном монотонном звучании наблюдается раздельная адаптация (или утомление?) Кортиева органа, свидетельствующая о более или менее точной раздельности аппаратов воспроизведения отдельных тонов.

d) Возможны частичные выпады и атрофии слуха на узкие промежутки музыкальной шкалы.

e) Обращает на себя внимание замечательное обстоятельство, что к тому моменту эмбрионального развития, когда начинается различение слуховых сигнализаций, аппарат лабиринта и улитки оказывается уже почти в тех размерах, которые будут характеризовать его во взрослом состоянии. Значит, физические размеры резонаторов к этому времени почти уже обеспечены.

Все эти в самом деле замечательные черты в пользу резонантной теории сталкиваются, впрочем, с чрезвычайным затруднением для нее, заключающимся в том, что соединительнотканные волокна *laminae basilaris*, долженствующие играть роль резонаторов, не изолированы между собою, всегда пребывают связанными и заглушенными веществом соединительнотканной пластинки, в которую они включены.

В. Британские теории слуха. В то время как на европейском континенте господствовала теория резонанса, по Гельмгольцу, британские физиологи строили теоретические представления самостоятельно, и мы имеем здесь эволюцию представлений от Рузе-

форда (Rutheford, 1886) и Уоллера (Waller, 1891) к последующим схемам.

Русзефорд считал, что передачу Кортиеву органу колебаний с волнующейся перилимфы чрезвычайно невыгодно откладывать до момента, когда волны распространятся через узенький каналец *helicotrema* на жидкость *scalae tympani* и здесь, уже в заглушенном и ослабленном состоянии, начнут передавать колебания на относительно массивную *lamina basilaris membranacea*. Вероятнее, что колебания перилимфы еще в восходящем пути *scalae vestibuli*, когда они сохраняют всю свою энергию, успевают передаться через тоненькую *membrana Reussneri* в эндолимфу *ductus cochlearis*, а отсюда в первую очередь на *membrana tectoria*. Тогда поднимался вопрос, что могла бы производить *membrana tectoria* в отношении Кортиева органа, когда ей приходится давить на него и его нервные клетки сверху. Русзефорд приходил к мысли, что *membrana tectoria* должна действовать наподобие телефонной пластинки, анализ же звука относился целиком в мозговые центры.

Тут надо сказать следующее: а) совершенно невероятно, чтобы тончайшая дифференцировка Кортиева органа не играла роли в анализе звуковой массы; b) продолжая логику Русзефорда, неизбежно пришлось бы допустить, что в мозговую массу из улитки доставляются все те частоты колебаний, которые производятся звуковой массой, а следовательно, нервные волокна *nervi cochlearis* обладали бы небывалой лабильностью, допуская проведение свыше 10 000 колебаний в секунду; с) когда впоследствии британские электрофизиологи Уивер и Брей в самом деле нашли, как им казалось, исключительно высокочастотное проведение импульсов в афферентных нервах улитки, специальная проверочная работа Гершуни и Волохова (1934—1935) показала, что лабильность, рефрактерная фаза и хронаксия *nervi cochlearis* оказались тех же порядков величин, которые типичны для более высокоорганизованных нервов позвоночных животных. Хронаксия улитковой ветви при цельности рецептивного прибора оказалась 0,1σ. При поражении внутреннего уха она удлиняется до 0,5σ. Лабильность, предельный ритм, передаваемый без трансформации — от 200 до 500 в секунду. Это значит, что очень высокие ритмы волн, отвечающие звуковым колебаниям, должны быть восприняты и воспроизведены еще в улитковом рецепторе, а в общий путь улиткового нерва импульсы должны поступать уже в трансформированных частотах. Анализ звуковой массы возникает, несомненно, еще в периферическом приемнике.

Уоллер (1891), продолжая традицию от Русзефорда, искал, как могли бы колебания, переданные из *scala vestibuli* через *membrana Reussneri* в эндолимфу *ductus cochlearis*, использовать продольную дифференцировку Кортиева органа, поскольку она не должна оставаться втуне. Была впервые высказана мысль, что *membrana tectoria* может производить давление и передавать колебания на волосковые нервные клетки Кортиева органа не равномерно по всей его длине, но с преимущественным влиянием на те или иные отделы вдоль по Кортиеву органу. Отсюда может возникать и удерживаться в аппарате «акустический образ давления», дающий возможность восстановить с большою осязательностью перед памятью только что пронесшуюся звуковую массу и характеризовать ее post factum. Очередной вопрос будет в выяснении ближайшей природы неравномерного воздействия *membranae tectoriae* на Кортиев аппарат. Резонирование ли это своего рода со стороны *membranae tectoriae*, различное в различных ее участках? Или, быть может, некоторая стоячая волна в ней? Роаф (Roaf, 1922) и Флетчер (Fletcher, 1923) под-

няли вопрос о местном резонансе в столбе жидкости, выполняющей *ductus cochlearis*; резонанс этот может быть различен в различных участках этой камеры в зависимости от конфигурации ее стен.

К созвучным результатам вполне независимо подошел на континенте Р. Эвальд (1899, 1903, 1922). Он склонился к мысли, что в коридорах улитки и, в частности, в эндолимфе ее должна образоваться стоячая волна, которая может производить давление на натянутую поверхность Кортиева прибора, различное в различных его участках. Эту концепцию мы назовем

С. Теорией стоячей звуковой волны. Волновое движение жидкостей в каналах улитки отражается в виде стоячей волны вдоль всей *membrana tectoria*, равно как и *lamina basilaris*. Натянутые пластинки испытывают влияния толчков по всей своей длине. В результате возникает «звуковой образ», характерный для той или иной звуковой массы, правильный и покоящийся для гармонического звука, неправильный и беспокойный в случае шума и дисгармонии.

Следующую теоретическую концепцию, которую можно рассматривать как развитие, коррекцию, синтез и дополнение к предыдущим, развил Фриц Шпехт в 1925 г. Эту новую концепцию мы назовем

D. Теорией физиологического резонанса. Предыдущие авторы отправлялись в своих построениях и соображениях по преимуществу от тех движений, которые должны возникать в пери- и в эндолимфе под влиянием звуковой массы. Почти не учитывались гидростатические моменты, которые должны иметь место в лабиринте при толчках в овальное окно. Между тем им должна принадлежать важная роль. Гидростатические давления перилимфы должны мгновенно передаваться во все части лабиринта и, в том числе, во все части Кортиева органа. Для каждого тона и шума своя последовательность и частота толчков. Но если толчки и их группы испытываются мгновенно всеми частями лабиринта, то нервные клетки Кортиева органа возбуждаются избирательно специальными частотами толчков соответственно тому, как часто клетки способны рождать в себе возбуждение.

Дело идет, как мы догадываемся, о знакомом нам параметре физиологической лабильности в применении к Кортиевым нервным клеткам. Они будут возбуждаться звуковой массой избирательно не вследствие физического резонанса соединительнотканной подставки под отдельными участками Кортиева органа, но вследствие физиологического резонанса, насколько их конституцией допускается повторный ряд возбуждений, синхронный с колебаниями волн в звуковой массе.

Со своей стороны я спрашиваю, исключают ли друг друга изложенные теоретические концепции? Каждая в отдельности берет одну из возможных сторон явления, силясь по ней построить все. Это, конечно, pars pro toto! Но, будучи сопоставлены, концепции эти дают возможность проследить их внутреннюю зависимость, взаимное дополнение, историческую эволюцию и диалектическое развертывание.

Когда физиологи заговорили об Eigenrythmus (собственном ритме) отдельных тканей и тканевых образований, они тем самым предполагали некоторое сближение их с резонаторами. Различная лабильность Кортиевых клеток предвидит их дифференцировку в качестве избирательных резонаторов на тесно-определенные ритмы. С точки зрения Шпехта гидростатические ритмы могут проникать во все области лабиринта, но физиологически реагировать на них будут лишь возбудимые аппараты соответствующей лабильности.

ЛЕКЦИЯ XXXIX

АНАЛИЗ ЗВУКОВОЙ МАССЫ

Имеем ли мы в ухе в самом деле совершенно раздельные и независимые один от другого резонаторы? Этот вопрос стоит перед нами независимо от того, допускаем ли мы речь о резонаторах физических или физиологических. О том, что акустические резонаторы в своей работе связаны между собой, говорят следующие замечательные явления:

a) одним более сильным звуком можно получить заглушение восприятия прочих звуков, входящих в звуковую массу;

b) заглушение это дает себя знать в особенности для области обертонов к заглушающему звуку;

c) в той или иной степени заглушаются вообще тоны более высокие, чем тон заглушающий.

Тон в 200 колебаний в секунду оказывается способным при достаточном усилении заглушить и замаскировать собою **всю музыкальную шкалу**!

Тон в 3500 колебаний в секунду маскирует все вышележащие тона и, в то же время, почти не влияет на порог слышимости для 1000 колебаний в секунду.

Эти явления напоминают нам феномены нервного торможения в их зависимости от частоты приходящих импульсов и от текущей установки лабильности возбудимой системы под влиянием раздражений. Повидимому, мы имеем дело и в акустических рецепторах с optima и pessima силы и частоты раздражения, пределы физиологической лабильности, могущие, впрочем, сдвигаться в порядке усвоения ритмов в районы высоких частот. В таком случае это уже не физические резонаторы в простом и первоначальном смысле слова, т. е. не вполне раздельные аппараты, раз и навсегда отзывчивые на узко определенные гармонические колебания извне, столь же определенными гармоническими колебаниями внутри. Перед нами возбудимая система, или группа возбудимых систем, способная (независимо от утомления) изменять свое функциональное состояние под влиянием самих действующих импульсов и настраивать свою лабильность в известных пределах, в порядке усваивания ритма, на приходящий темп физических колебаний, тормозя тем самым на некоторое время свою способность воспроизводить другие частоты. Если орган в порядке усвоения ритма настроился на некоторый ритм колебательной реакции, он оказывается недействительным и тормозимым для всех более высоких ритмов, хотя реагирует синхронно на более низкие колебания.

Сходство этих по существу уже нелинейных зависимостей в слуховой рецепции с нелинейными зависимостями нервных реакций от частоты и силы текущего раздражения говорит о том, что анализ звуковой массы в улитке производится не физическими резонаторами, но значительно более сложными и деликатными колебательными системами физиологического характера, которые лишь в порядке вырождения превращаются в простые гармонические аппараты, способные к резонансу. То подобие резонанса, которое наблюдается в физиологическом рецепторе слуха, является по своей природе гораздо более сложным явлением, близким к тем явлениям колебательной физики, которые приходится в практике отмечать особыми терминами «псевдорезонанса», «резонанса *n*-рода», «вынужденных соколебаний» и которые представляют собою различные выражения усвоения ритма инерционными системами.

Посредниками передачи звуковых колебаний к внутреннему уху служат материалы покровов, черепа и специальных приборов среднего и внешнего уха, которые в большей или меньшей степени способны воспро-

изводить частоты, отвечающие звуковым колебаниям. С наибольшей скоростью звук передается через кости черепа (3200 м в секунду). Медленнее через воду (1435 м в секунду) и еще медленнее через воздух (331,8 м в секунду). Поэтому звучащее тело, доведенное до соприкосновения с головою и, в особенности, с обнаженными твердыми частями черепа (например, с зубами), весьма легко рецепируется приборами внутреннего уха. Специальные аппараты среднего и внешнего уха направлены в особенности на то, чтобы обеспечить в широких пределах физическое воспроизведение звуковых частот, приносимых колебаниями внешней воздушной или жидкой среды, а затем передать их во внутреннее ухо при умеренных амплитудах, но увеличенных напряжениях отдельных колебательных толчков. Эти две стороны функции среднего уха обеспечиваются, с одной стороны, барабанною перепонкою, с другой стороны, кинематической цепью сочлененных косточек: молоточка (*malleus*), наковальни (*incus*) и стремечка (*stapes*). Сравнительная анатомия убеждает нас в том, что эта кинематическая цепь косточек является остатком древнего жаберного скелета (жаберных дуг), получившим новое функциональное применение.

Барабанная перепонка представляет собою соединительнотканный конус с эллиптическим основанием в сторону внешнего слухового прохода и вершиною внутри среднего уха. По своей архитектуре барабанная перепонка напоминает паутину, имея, подобно последней, систему радиально-расходящихся снастей (радиальных волокон) и круговых скреплений (циркулярные волокна). Подобно паутине, и барабанная перепонка, благодаря своей архитектуре, обеспечивает чрезвычайную подвижность, тонкую отзывчивость на воздушные колебания и, вместе с тем, высокую прочность при малой затрате строительного материала. От паутины барабанная перепонка отличается своею сплошностью. Радиальные волокна расположены в ней во внешнем слое, направленном к внешнему уху; циркулярные волокна расположены на внутренней поверхности, направленной к полости среднего уха.

Конус барабанной перепонки является скошенным. Наибольшая образующая его расположена у стоящего человека кверху, тогда как площадь эллиптического основания направлена латерально и вниз. Наибольшая образующая является местом прикрепления рукоятки молоточка (*manubrium mallei*). Головка молоточка (*capitulum mallei*) находится в почти совершенно неподвижном сочленении с наковальней и, в то же время, прикреплена связками к ближайшим стенкам полости среднего уха так, что молоточку остается одна степень свободы при толчках со стороны барабанной перепонки: бо́льшие или меньшие вдвигания рукоятки в сторону среднего уха, вращательные по отношению к оси, проходящей через головку того же молоточка. Вследствие почти полной неподвижности сочленения молоточка с наковальней, последняя следует почти полностью за движениями молоточка, производя вращательные движения около оси, проходящей через головку молоточка. Длина рукоятки молоточка от конца ее в конусе барабанной перепонки до оси вращения в головке в 1,5 раза больше, чем длина наковальни от конца ее в месте прикрепления к стремечку до оси вращения в головке молоточка. В общем, молоточек с наковальней образуют коленчатый рычаг с большим плечом к барабанной перепонке и с малым плечом к стремечку. Размахи малого плеча в 1,5 раза уменьшены по сравнению с размахами большого плеча. Но так как «то, что теряется в скорости, выигрывается в силе» (принцип Галилея), уменьшенные амплитуды, переданные наковальней стремечку, сопровождаются соответственно увеличенными силами толчков стремечка посредством его подножия в овальное окно лабиринта. При

этом площадь подножия стремечка, упирающегося в овальное окно, в 23 раза меньше площади барабанной перепонки. В общем при передаче толчков с барабанной перепонки (рис. 64) через коленчатый рычаг *mOi* при вращении последнего в точке *O*, получается значительное уменьшение амплитуд от *a* до a_1, но зато выигрыш в силе толчков в a_1 по сравнению с *a*.

Концы коленчатого рычага испытывают при этом регулирующие влияния со стороны мышц: *m. tensoris tympani*, иннервирующегося с *n. trigeminis* (*g. oticum*), и *m. stapedii*, иннервирующегося с *n. facialis*. При своем сокращении первая мышца подтягивает рукоятку молоточка внутрь полости среднего уха, а вторая мышца дополнительно умеряет толчки стремечка в овальное окно. Установлены следующие рефлексы с *n. cochlearis* на мышцы среднего уха.

Слабое раздражение указанного нерва ведет к длительному тоническому сокращению *m. stapedii*, сдерживая толчки стремечка в овальное окно. При более сильном раздражении *n. cochlearis* тоническое сокращение распространяется со *stapedius* на *tensor tympani*. Когда раздражение становится еще более сильным, та и другая мышца начинают впадать в тетанус (Гензен, 1878; Поллак, 1885; Като, 1913). Выпад рефлекторного сдерживания толчков со стороны стремечка в овальное окно при параличе *n. facialis* объясняет нам парадоксальное явление некоторого обострения слуха, особенно к низким тонам, при указанном параличе. Следует думать, что тоническое иннервирование *m. stapeii*, сдерживая толчки *stapedii*, повышает подвижность прибора и обеспечивает более высокую частоту вибрации стремечка у овального окна.

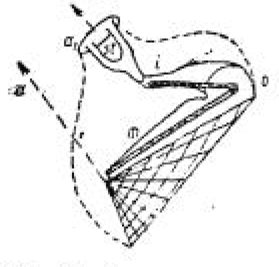


Рис. 64. Схема среднего уха. Объяснение в тексте.

Рефлекторная регуляция передаточной системы для звуковых колебаний среднего уха может обеспечивать адаптационные установки слуха, которые отмечались в свое время Махом (1863) и Келлером (1905). Вероятно, в связи с этими вспомогательными приборами для уха так расширяется диапазон различения силы звука по сравнению с тем, что доступно физическим приборам. Подобно тому, как кинематические цепи скелетных суставов, благодаря нервному управлению мускулатурой, представляют собой не какой-нибудь единственный механизм, но многое множество переменных механизмов, последовательно сменяющих друг друга последовательным же торможением предшествовавших механизмов, так и приемник звуковой массы последовательной адаптацией к отдельным участкам доступной восприятию силовой шкалы звука успевает прощупать ее в значительно более широком диапазоне, чем мог бы это сделать какой-нибудь один физический приемник.

Кроме адаптационной установки на различные участки силовой шкалы, приборы среднего уха служат защитным посредником при восприятии чрезмерно сильных звучаний.

Впрочем, слух возможен еще и без косточек среднего уха. Это было установлено и проверено неоднократно Швандтом (1900), Бейером (1908), Педрацини (1924), Кееном (1925) и др. Безусловная глухота наступает тогда, когда делаются неподвижными оба окна: *fenestra ovalis* и *fenestra rotunda*.

Среднее ухо сообщается с носоглоткой посредством канала *tuba Eustachii*. Этот канал, выстланный мерцательным эпителием, может быть более или менее плотно замкнутым, периодически открывающимся, при-

чем открывается возможность выравнивания давления в полости среднего уха относительно атмосферного. Раскрывание просвета Евстахиевых труб происходит при акте глотания. Если поднести звучащий камертон к ноздрям и при этом глотать, можно заметить усиливающееся восприятие звука в момент глотков. Глотание мы можем наблюдать на себе в качестве рефлекторного явления защитного значения при очень сильных звуках, например, при артиллерийской стрельбе или при колокольном звоне.

Опыт Вальсальвы заключается в выполнении следующего задания: надо замкнуть рот и ноздри и при замкнутой полости носоглотки произвести сильное выдыхание. Получающееся при этом значительное давление в носоглотке оказывается достаточным для того, чтобы раскрыть просвет Евстахиевых труб, повышенное давление сообщается средним полостям ушей, барабанная перепонка оказывается выпяченной в сторону слухового прохода.

Опыт Иоганна Мюллера предполагает, что при прочих равных условиях производится усиленное вдыхание. При этом также раскрываются Евстахиевы трубы, но вследствие преобладания предыдущего давления ушных полостей по сравнению с носоглоткой. Барабанная перепонка при этом втягивается в полость среднего уха.

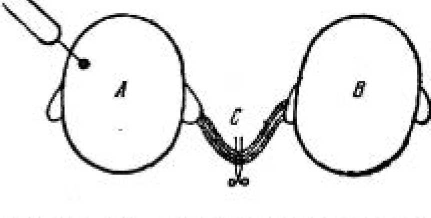


Рис. 65. Опыт Клауса. Объяснение в тексте.

В том и в другом случае мы имеем грубо достигаемые переменные установки слухового приемника по отношению к его адэкватному раздражителю.

Поднимался вопрос о том, в какой мере внешний слуховой проход *meatus acusticus externus* может иметь влияние своим резонансом на восприятие звуковых сигналов среды. Гельмгольц и Гензен исследовали собственный тон прохода и определили его в границах от ut (do)^4 до la^4, т. е. от 2069 до 3480 колебаний в секунду. Только в этих пределах при известных условиях возможно было бы некоторое искажение дальней звуковой массы соколебаниями внешнего уха.

Опыт Вебера (1834) заключается в том, что звучащий предмет, например, приведенный в колебание камертон, приставляется к черепу, например, к зубам, а одно из ушей замыкается пальцем. Звуковое восприятие усиливается при этом именно в замкнутом ухе.

Опыт Клауса (1909) добавляет к этому следующий вариант. Правое ухо субъекта *A* (рис. 65) соединяют трубкой с ухом субъекта *B*. Звучащий камертон приставляют к зубам субъекта *A*. Оказывается, что тон воспринимается при этом и ухом *B*, пока соединительная трубка не пережата зажимом в *C*.

Совершенно очевидно, что звук передается очень хорошо через твердые и жидкие материалы черепа, но воздушная среда своими колебаниями усиливает его восприятие посредством передаточных аппаратов внешнего и среднего уха.

Что касается собственно ушной раковины, то у человека она, как известно, оказывается в состоянии редукции и по размерам и по двигательным возможностям. Тем не менее можно убедиться в том, что и здесь она не безразлична. Если вставить в слуховые проходы стеклянные трубочки, дабы дальняя звуковая масса могла входить в ухо, минуя влияния рефлекторов в виде ушных раковин, мы теряемся в определении направления, откуда звук приходит.

ЛЕКЦИЯ XL

ОРИЕНТИРОВКА В ПРОСТРАНСТВЕ ПО СЛУХУ

Когда мы говорим о рецепции посредством слуха, мы привыкли иметь в виду в особенности восприятие и различение музыкальных тонов и гармоний. Внимание самых крупных ученых было обращено именно в эту сторону. В связи с этим и теории слухового восприятия исходили преимущественно из гармонического анализа звуковых масс и из попыток, подчас гениальных, привести аппарат слухового анализа к теоремам Фурье. Между тем, это только одна сторона слухового анализа среды на расстоянии и притом специальная и изысканная, тогда как на рецепции звуков и на реакциях по ним лежат несравненно более многосторонние задачи ориентировки текущего поведения по дальним сигналам на расстоянии в пространстве и времени. Одна из первых задач слуха — определение направления звука. Направление источника, откуда приходит звук, определяется животными и человеком в особенности при следующих условиях:

1) при биаурикулярной рецепции, т. е. при возможности сопоставления показаний того и другого уха одновременно;

2) когда звук представляет собою шумы или сопровождается шумами, тогда как для чистых тонов и гармоний направление определяется относительно хуже;

3) когда источник звучания находится вблизи от медиальной линии, независимо от расстояния;

4) когда определяется направление в стороны (т. е. «вправо и влево», но не «вверх и вниз» или «вперед и назад»).

Как отмечалось это и для зрения, ориентировка в пространстве обостряется в особенности сопоставлениями показателей во времени с симметричных рецепторов. Анализ звуковой массы по направлению ее источника совершается относительно медленно в зависимости от условий, в которых он происходит. Мы можем заметить в порядке самонаблюдения, что, опустив голову под воду, мы улавливаем приближающийся звук легче и скорее, чем при слышании в воздухе. Ребятами на Волге мы хорошо знали, что для решения вопроса о том, приближается ли ожидаемый пароход на плесе, надо купаться, а купаясь — то опустить голову под воду, то поднимать ее над водою, сравнивая звуки. В особенности тихим вечером и ночью ориентировка относительно приближающегося звука идет хорошо в указанных условиях. Затем в былинах говорится, что наши предки в степи узнавали о приближении печенегов, прикладывая уши к земле и выслушивая звуки от дальнего конского топота. Эти наблюдения говорят о том, что для ориентировки в приближении звука весьма важную роль играет скорость передачи звука в среде. Через твердую массу кости скорость распространения звука 3200 м в секунду, а через воду 1435 м в секунду, через воздух 331,8 м в секунду. Под водою, теряя в зрении и по необходимости становясь близоруким, животное выигрывает в скорости рецепции возникающего звука. Но здесь нужна оговорка. При таких больших скоростях сигнализации у животного может оказываться мало времени для установки внимания на приближающемся предмете и для увязывания с ним других, сопровождающих предупредительных рецепций, требующихся для обогащения возникающего интегрального образа дополнительными признаками. В этом отношении животное в воздушной среде должно выигрывать. Таково значение относительного интервала между приходящими сигналами, с одной стороны, и между успевающими складываться последовательными реакциями, — с другой.

Выход источника звука из медиальной плоскости легко ведет к раздваиванию восприятия. Звук приписывается одному и тому же источнику, пока он вполне одинаков для обоих приемников (ушей). Тогда и определение направлений оказывается наиточнейшим. Пуркинье (1860) дал здесь experimentum crucis, заключающийся в том, что два заведомо отдельных источника звука одинаковой высоты и силы помещались на одинаковых расстояниях от медиальной плоскости: они воспринимаются, как единая звуковая масса, приписываемая единому источнику звука, расположенному в медиальной плоскости на некотором расстоянии впереди.

Возникала проблема: при каких условиях два звука (из двух объектных источников) объединяются ушами в один, идущий от единого источника. Выяснилась зависимость от времени прихода сигнала к тому и другому уху, а также роль выпуклостей лица как затеняющей ширмы.

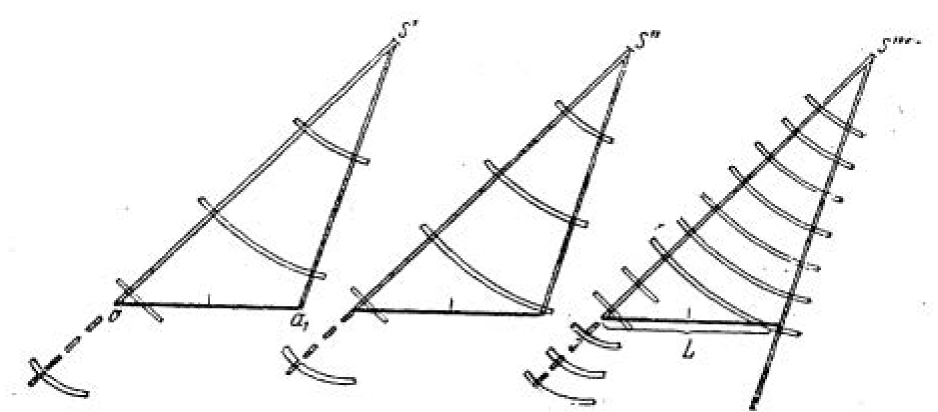


Рис. 66. Набегание звуковых волн из бокового источника на слуховой фронт в зависимости от высоты звука. Очевидна относительная легкость улавливания интервала времени набегания одной и той же волны на фланги a и a_1, когда звук низок и волны редки. Поэтому и реакция направления звука облегчена для низких звуков.

Если s', s'' и s''' (рис. 66) — источники звука, отправляющие от себя то более редкие, то более частые волны по отношению к фронту слуховой рецепции, направленному под углом к приходящим волнам с расстоянием между рецепторами a и a_1, равным L, то разница для физических волн, заходящих за ширму aa_1, должна сказываться:

a) по силе (т. е. по величине амплитуд);

b) по тембру (более быстрое заглушение обертонов за ширмой для волн, заходящих за край волнореза и изменивших свое направление);

c) по разности фаз, с которыми одна и та же волна достигает флангов с рецепторами a и a_1;

d) по запаздыванию звука во времени (разница в длине путей $s'a$ и $s'a_1$).

В общем чем ближе источник гармонического звучания к слуховому фронту, тем больше должно быть заглушение для более отдаленного уха, тем больше разница восприятия в a и a_1 и тем больше должна быть возможность биаурикулярного различения направления, откуда приходят гармонические звуки. Однако с приближением к моноаурикулярному слуху возможность различения направления опять должна падать. Значит, когда источник звука оказывается в нашем траверзе справа или слева,

возможность точного различения, откуда именно приходит звук, опять должна падать.

Особенное значение для различения направления гармонии должна иметь разность фаз, с которой одна и та же волна подходит к тому и другому флангу слухового фронта. Уже на чертеже видно, что эта разность должна быть отчетливой в особенности для редких волн. Значит, различение направления должно быть облегчено для относительно низких тонов (Томпсон, 1877 — 1878). Когда дело идет о правильных гармонических колебаниях, нетрудно предвидеть условия совпадения или разных степеней расхождения во времени прихода волны от источника звука в определенной фазе к флангам слухового фронта. Если серым начертим волну, принимаемую левым ухом, а черным ее же в момент ее достигания правого уха, то при полном накладывании контура серой волны на контур черной, т. е. при равенстве фаз, в которых волна достигает одновременно того и другого фланга слухового фронта (рис. 67α), источник волнения будет представляться в медиальной плоскости (в *A*). Если фазы прихода волны к фланговым приемникам не совпадают и серая волна несколько опережает черную, источник звука будет относиться соответственно влево, например, в *B* (рис. 67β). При еще большей разности фаз источник относится еще более в сторону опережающей волны, т. е. еще более влево, например, в *C* (рис. 67γ).

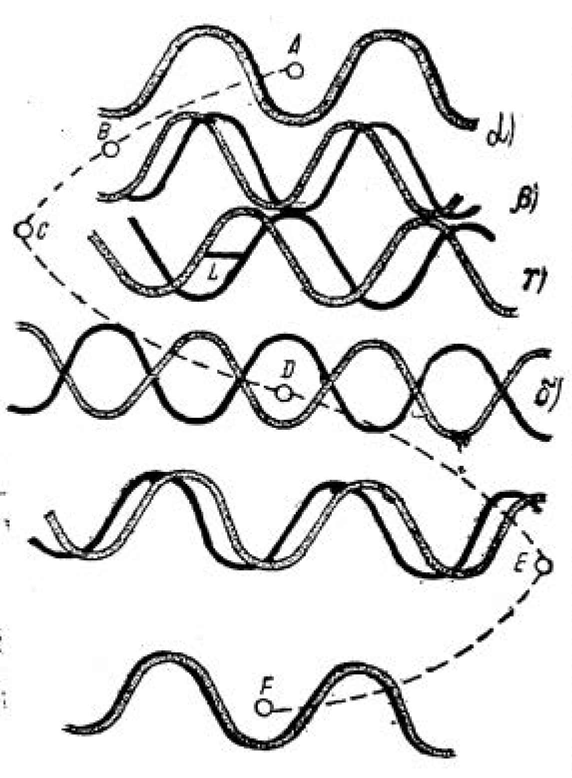


Рис. 67. К определению направления гармонических звуков по разности фаз. Объяснение в тексте.

Строго придерживаясь прежнего значения фаз, в которых волна достигает ушей, следует ожидать, что с возрастанием разности фаз свыше $\lambda/_2$ (где λ есть длина волны), точная локализация источника звучания должна расстраиваться, будет наступать такой момент, когда наблюдатель будет теряться, справа или слева приходят к нему волны звука, прежде чем источник звука определенно перенесется на правую сторону, поскольку уже черная волна начнет опережать во времени серую. Теория предвидит, что на одно мгновение, когда приходящие волны будут расположены вполне симметрично и противоположно своими гребнями, источник гармонического звучания будет с одинакими основаниями относиться и вправо и влево от головы, вперед или назад от нее, наблюдатель будет теряться в его направлении и расстоянии и станет

локализировать его в голове (рис. 67δ). Далее источник гармонического звука переносится все более вправо, поскольку черная волна опережает теперь серую, и наибольшего смещения источника звука в сторону следует ожидать при разности фаз в $\lambda/_4$ (ср. моменты 67γ и ε). Если $\lambda/_4$ окажется равным L (расстоянию от одного уха до другого, т. е. длине слухового фронта), отклонение источника в сторону должно быть максимальным, равным 90°. Если частота приходящих волн невелика и тон низок, $\lambda/_4 > L$, смещение источника в сторону должно получаться при меньшем объективном угле отклонения источника звука от медиальной плоскости. Иными словами, при низких тонах смещение источника звука относительно медиальной плоскости должно различаться легче и определяться точнее, чем при более высоких. Если тон высок и $\lambda/_4 < L$, теория ожидает неточностей локализации источника звучания и «обманов слуха» не только по углам смещения источника из медиальной линии, но и по направлению, откуда звук приходит.

Изложенная теоретическая концепция, развитая Релеем (Rayleigh, 1907), ставит степени слухового различения направлений звука в непосредственную зависимость от разности фаз, с которыми ритмические волны от звучащего источника приходят одновременно к тому и другому уху. Различение направлений ставится в зависимость:

1) от угла, под которым источник находится по отношению к медиальной плоскости,
2) от расстояния между ушами L,
3) от высоты звука.

При одной и той же высоте звука есть определенный угол и определенное расстояние между ушами L, при которых различение направлений в пространстве будет наиточнейшим. Если эта концепция строго отвечает действительности, из нее следовало бы, что лишь определенные музыкальные тоны давали бы вполне точные указания направления.

Некоторая парадоксальность такого вывода теории послужила поводом для детальной экспериментальной проверки действительных отношений (Стюарт, 1920; Гальверсон, 1922).

Заслуга теории была, во всяком случае, в том, что она навела на чрезвычайно важные новые факты, добытые в результате проверки. Теория строит вероятный проект предвидимой реальности; практика его проверяет и в порядке проверки находит новое, на что не было бы обращено внимание, если бы не возникло предварительного теоретического проекта. Так теория, построенная на прежних приемах рецепции, помимо желания наводит на рецепцию в среде новых, не учтенных до сих пор закономерностей. В данном случае оказалось, что:

1) возврат к средней медиальной линии для звучащего источника наступает фактически только тогда, когда разность фаз $P = L$, т. е. когда разность фаз равна анатомическому расстоянию между ушами;

2) смещение источника в сторону на 90° требует тем большей разности фаз, чем выше воспринимаемый тон;

3) невысокие тоны (ниже 800 колебаний в секунду) дают все еще отклонения источника в одну определенную сторону до тех пор, пока разность фаз $P < \lambda/_2$; при $P = \lambda/_2$ начинается симметричное двоение источника звука вправо и влево;

4) высокие тоны (800 — 1500 колебаний в секунду) дают угол смещения источника относительно медиальной плоскости все труднее и при

1600 колебаниях в секунду наблюдается устойчивое совпадение источника звука с медиальной плоскостью,

5) более высокие тоны всегда относятся нами к источникам в медиальной плоскости. Кажущееся направление не отвечает действительному, начиная с 800 колебаний в секунду.

Со своей стороны, я рекомендую присмотреться к тому, как воспринимается нами оркестр, движущийся по улице против нашего окна, когда есть возможность наблюдать довольно долго его приближение и последующее удаление. Мы хорошо ориентируемся в текущем действительном положении марширующего оркестра по звукам геликонов, туб и других инструментов низких регистров, но теряемся в определениях места, откуда приходят к нам звуки корнет-а-пистонов и флейт. В связи с этим впечатление от отдельных инструментов расслаивается по мере удаления оркестра, и цельная гармония воспринимается лишь недолгое время, пока оркестр проходит на траверзе нашего окна и близок к нашей медиальной линии.

Какой физиологический вывод следует сделать из только что изложенных зависимостей? Приходится признать, что наше ухо приспособлено к различению и восприятию направлений по преимуществу не для музыкальных гармоний, но для шумов и более или менее низких звуковых масс, независимо от их гармонической правильности. Звуки в лесу, ориентировка по отдаленному треску валежника, звериные и птичьи голоса, пока они не высоки, — вот рецепции, служащие нам надежными ориентирами. И при этом уже не разность фаз, а разность времени прихода звука к ушам играет определяющую роль:

$$\Delta t = \frac{\Delta S}{C}, \tag{1}$$

где ΔS — разность пути к одному и к другому флангу слухового фронта, а C — скорость звука в данной среде.

Ясно, что разность Δt при прочих равных условиях будет тем меньше, чем больше скорость звука в данной среде. Следовательно, если для скорейшего получения первых сигналов о приближении парохода выгодно опустить голову под воду, то для более точной ориентировки в направлении, откуда пароход должен показаться, воздушная среда будет значительно выгоднее.

Изучая простую зависимость (1), мы отмечаем четыре особых случая.

1. Случай, когда $S = S'$, т. е. расстояние до обоих ушей одинаково; источник звука пребывает в медиальной линии.

2. Случай, когда $S < S'$; источник звука рецепируется на стороне S еще и при пороге $\Delta S = 1$ см (минимум 0,5 см). Эта разность путей отвечает в воздухе пороговой разности во времени; скорость звука в воздухе 33 180 см в секунду, стало быть, разность путей в 1 и в 0,5 см, требующаяся для различения выхода звучащего предмета из медиальной плоскости, будет соответственно требовать разности во времени в 30×10^{-6} сек. и 15×10^{-6} сек.

3. Случай, когда $S' - S = 21$ см отвечает фактическому условию для максимального смещения источника звука на максимальный угол от медиальной линии в сторону кратчайшего пути; разность в 21 см будет требовать соответственно разности во времени в $\frac{21}{33180}$ сек. $= 0{,}00063$ сек. $= 63 \times 10^{-5}$ сек.

4. Случай, когда $S' - S > 21$ см; звук на стороне более короткого пути, источник приближается к уху, воспринимается моно-

аурикулярно, теряет предметность и образ; иными словами, теряется основной характер рецепции на расстоянии, источник звучания перестает восприниматься, как предмет в определенном направлении и на определенном расстоянии от головы.

Спрашивается, что за таинственный фактор с таким постоянством размерности дан нам в лице этой предельной величины: 21 см? Это анатомическое расстояние между ушами.

Рассмотрим здесь одну интересную теорему совместно с вытекающими из предыдущего физиологическими следствиями.

Теорема. Разность путей от источника звука до обоих ушей постоянна, если источник движется по гиперболе с фокусами в ушах наблюдателя.

Построим гиперболу при помощи циркуля линейки по заданной разности радиусов-векторов и при условии, что фокусы находятся в ушах a_1 и a_2 (рис. 68). Пусть одна из точек искомой гиперболы M. Тогда разность радиусов-векторов a_1 b, и она по заданию должна оставаться постоянной. Для каждого луча из a_1 отмечаем точку, отстоящую от a_1 на расстоянии a_1 b. Точку эту соединяем с a_2. Полученное расстояние делим пополам и из средины восстанавливаем перпендикуляр до пересечения с лучом. Получаем искомую точку гиперболы на направлении луча. Очевидно из предыдущего, что от любой из точек M, M_1, M_2 . . . . . . M_n до a_1 и a_2 разность ΔS постоянна и, стало быть, направление источника, движущегося по гиперболе по отношению к ушам a_1 и a_2, всегда одно и то же.

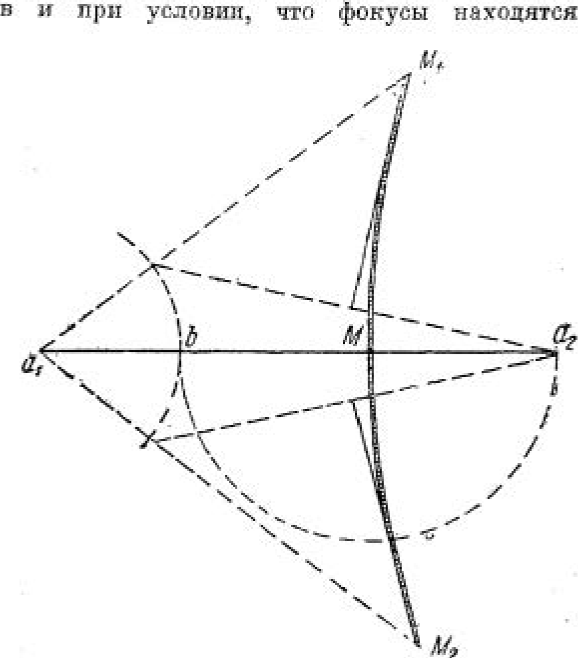


Рис. 68. Объяснение в тексте.

Следствие I. Кажущееся положение источника звука постоянно, если он двигается по гиперболе с фокусами в ушах наблюдателя.

Следствие II. Кажущееся положение предмета не зависит от расстояния, если он движется по гиперболе с указанными характеристиками.

Таким образом, в изложенных условиях теоретически предвидится отсутствие точного отчета в том, приближается источник звука к нам или удаляется от нас, будет он впереди или сзади от нас. Зверь или прохожий, о присутствии которого мы предуведомлялись перед этим треском валежника, кажущимся далеким или даже удаляющимся, иногда может вдруг появиться перед нами из ближайшей чащи леса. Вероятно, такие

неожиданности в большей или меньшей степени испытаны теми из нас, кому приходилось бродить по лесам.

Как в физиологической оптике, и в акустике можно было бы говорить об «обманах чувств», о «субъективных недостатках» ориентировки в среде и т. п. Мы видели в оптике, что за явлениями этого рода скрываются очень поучительные объективные закономерности. Мы видим, что и «субъективные недостатки» ориентации в пространстве по слуху имеют также вполне объективные основания, которые представляют большой практический и теоретический интерес. Теоретически важно, что такой тонкий рецептор на расстоянии, каким является для животного и для человека слух, может оказываться статистически менее надежным ориентиром для оценки ближайших и контактных отношений, тогда как адэкватность его показаний возрастает с удалением источника звуков на большие расстояния. Перед нами поистине и в особенности рецептор на расстоянии, биологически приспособленный к точному приниманию и анализу предупредительных сигнализаций издали и заранее в пространственно-временной среде.

ЛЕКЦИЯ XLI

ОРИЕНТИРОВКА В ПРОСТРАНСТВЕ ПО СЛУХУ

(Продолжение)

Замечательно, что точность ориентировки относительно положения звучащего источника возрастает с удалением последнего на большие расстояния. Это говорит о том, что в аппарате слуха мы имеем по преимуществу рецептор на расстоянии, приспособленный в особенности к принятию сигнализации издали.

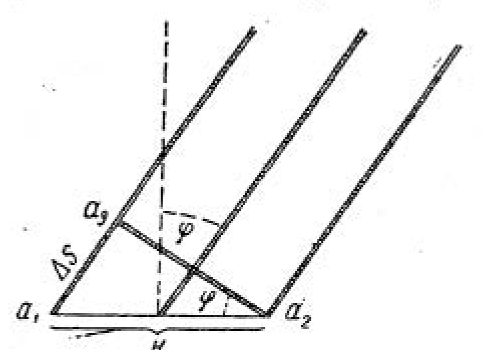


Рис. 69. Объяснение в тексте.

С очень большим удалением звучащего источника определение его направления относительно наблюдателя упрощается и дается углом наклонения фронта звуковой волны к фронту слуха.

Когда звук приходит к фронту слуха a_1 a_2 (рис. 69) из очень большого удаления, фронт звуковой волны a_2 a_3 оказывается наклоненным к фронту слуха a_1 a_2 на угол φ, причем

$$\Delta S = k \cdot \sin\varphi.$$

Эта простая зависимость остается в силе, пока k постоянно. Искусственные приемники с расстоянием k в 21 см дают совершенно такие же смещения звучащего источника относительно медиальной линии, как и невооруженные уши.

Явно, что «субъективные» смещения имеют совершенно объективные основания, и задача нашей науки в том, чтобы для всего субъективного понять объективные основания.

Явно и то, что слух приспособлен по преимуществу к определению направлений 1) для источников более или менее низких шумов и 2) в особенности для шумов из очень удаленных источников.

По опытам Горнбостеля (1926) кажущийся угол смещения находится в разности времен биаурикулярного восприятия в отношении, определяющемся зависимостью

$$\Delta t = \frac{\Delta S}{C} = k' \cdot \sin\varphi. \quad (1)$$

Это значит, что с удалением источника от наблюдателя кажущееся угловое смещение отвечает истинному.

Животное и человек первоначально заинтересованы в особенности в рецепции на расстоянии именно постоянства направления звучащего источника, поскольку оно достаточно устойчиво для ориентировки текущего поведения на агрессивное сближение или на защитное избегание, т. е. вообще для осуществления пробных перемещений слушающего наблюдателя с места на место для маневренной подготовки к возможной контактной встречи с дальним, еще не вполне разгаданным предметом.

Из зависимости (1) следует, что кажущееся направление должно оставаться без перемен, если разность путей к двум ушам возрастает пропорционально скорости звука в данной среде.

Под водою $c' = 1435$ м в секунду, т. е. в 4,3 раза более, чем в воздухе. Тогда

$$\Delta t = \frac{\Delta S}{4{,}3C}. \quad (2)$$

Значит, для получения того же Δt под водою требуется увеличить ΔS в 4,3 раза (расставить приемники в 4,3 раза).

Возможен вопрос, не имеют ли выгодного значения в поведении кита, нарвала и рыбы-молотка относительно большие расстояния L между слуховыми приемниками. Этот вопрос нельзя еще считать решенным. Есть немало авторов, считающих, что животные под водою вообще ориентируются в направлениях звука весьма слабо. У рыб находят ориентировку только на силу волнения, причем рецептор предполагается в аппарате боковой линии в увязке его с *n.n. facialis, vestibularis glossopharyngeus* и *vagus*. Мы вспоминаем, что, например, у акулы превосходным рецептором направления служит аппарат еще и *nervi olfactorii*.

У более высоко организованных подводных форм аппарат боковой линии дает возможность ориентировать локомоцию и активное стояние на месте в порядке «реотаксиса», т. е. установки против течения по рецепции струящейся водной среды и ее колебаний. При движении боковая линия ориентирует равномерность и билатеральную симметрию движения; при стоянии на месте она помогает различению направлений в приходящих струях. Лабиринт в реотаксисе играет роль лишь при более сильных толчках на тело подводного животного. Установочные рефлексы на позу и на плавники получаются с боковой линии (Штейнманн, 1914). У саламандры после уничтожения обоняния и зрения не прекращается ориентировка на направление, в котором в бассейн брошена пища. Здесь опять-таки ориентирующая роль принадлежит рецепции колебаний среды (Erschütterungssinn) аппаратами боковой линии (Matthes, 1924).

Сейчас мы должны остановиться на следующих соображениях. Если «субъективная» слышимость связана с объективными условиями строго объективными же зависимостями, то

1) по ней можно восстановить эти зависимости (это и составляет задачу физиологической акустики по преимуществу),

2) зная объективные условия для субъективной слышимости, этой последней мы можем пользоваться для измерения объективных условий рецепции звука.

Пусть звучащий источник слышится нам под углом x от нашей медиальной линии (рис. 70). Снабдим наши уши a_1 и a_2 дополнительными приемниками-рупорами R_1 и R_2 с общим расстоянием между ними $R_1 R_2$. Теперь разность путей для фланговых наблюдений возросла

$$\text{с } \Delta S = k \cdot \sin x$$

$$\text{до } \Delta S' = R_1 R_2 \cdot \sin x.$$

Спрашивается: под каким углом представится теперь для наблюдателя звучащий предмет, если разность путей возросла до $\Delta S'$?

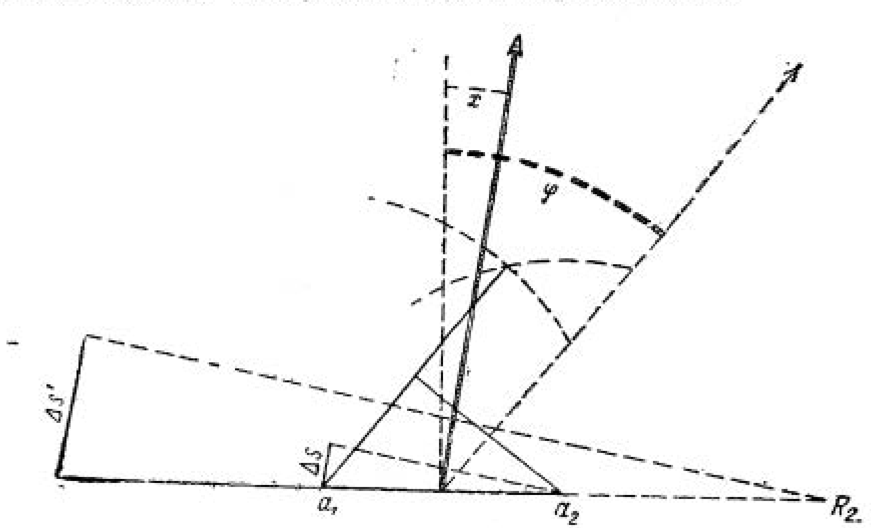


Рис. 70. Объяснение в тексте.

Перенесем эту разность к соответствующему уху a_1 и построим кажущийся фронт звучания. Для этого удвоенным радиусом $\Delta S'$ обводим из a_1 окружность до пересечения с окружностью радиуса k из уха a_2, принятого за центр. Точку пересечения окружностей соединяем хордою с a_1. На эту хорду из a_2 опускаем перпендикуляр, который, очевидно, разделит хорду пополам. Половина хорды будет, очевидно, равна новой разности путей $\Delta S'$, а угол наклонения хорды будет определять собою новое, кажущееся направление слышания φ. При этом

$$\Delta S' = R_1 R_2 \cdot \sin x = k \cdot \sin \varphi,$$

откуда

$$\sin x = \frac{k \cdot \sin \varphi}{R_1 R_2}. \tag{3}$$

Таким образом, истинный угол смещения источника вычисляется с любой степенью точности из кажущегося, если известно расстояние $R_1 R_2$.

Совершенно очевидно также, что два одновременных определения двумя наблюдателями с рупоров $R_1 R_2$ и $R_a R_b$ дадут координаты звучащего источника на расстоянии с любой

же степенью точности в месте пересечения направлений смещения из R_1R_2 и R_aR_b. Если с позиции R_1R_2 звучащий предмет оказывается в точности в направлении m (рис. 71), а с позиции R_aR_b его направление в тот же момент определяется в точности в направлении n, то истинное место предмета в p. Точность определения координат p будет зависеть от срочности одновременной сигнализации между R_1R_2 и R_aR_b.

Так можно было организовать вылавливание подводных лодок в прошлую империалистическую войну, обеспечив срочность сообщения сигналов от акустического наблюдения одновременно с двух позиций.

Животное в своей рецепции на расстоянии приспособлено распознавать устойчивые направления звука близ медиальной линии и относительно нее, и это в особенности на больших расстояниях от себя. Как только ΔS начинает превышать k, ориентировка быстро расстраивается. Это значит, что животное приспособлено ориентироваться по звуку, в особенности для реакций прямого сближения и для реакций прямого удаления от предмета.

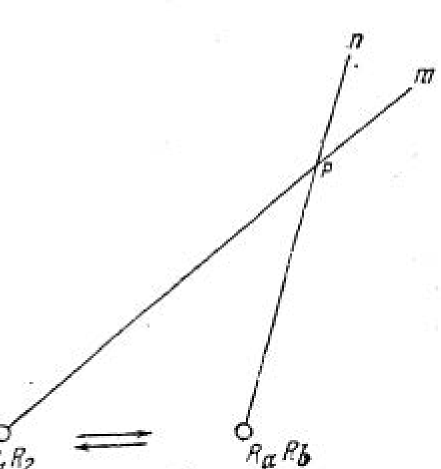


Рис. 71. Объяснение в тексте.

Животное с более широкими расстояниями между приемниками звука способно более точно и далеко ориентироваться в глубину среды по звукам (длинные уши!). Установка слухового фронта и аккомодационные перестановки его при ориентировке по слуху (собака, кошка, лошадь в лесу!) хорошо известны нам с детства.

Еще и еще раз совершенно ясно, что точная акустическая рецепция в среде в смысле распознавания последней на расстоянии становится возможной, начинает развертываться и способствовать развертыванию специальных ганглиозных аппаратов в мозгу лишь с того момента, как животное получило возможность активно и организованно удерживать неподвижную позу наблюдателя в среде, т. е. стало способно обеспечивать себе более или менее надолго состояние оперативного покоя. Мы знаем, что это связано с развитием функции торможения.

Для животных, живущих в воздушной среде, мы можем утверждать, что, установив по вестибулярному лабиринту (в связи с проприоцептивными и контактно-экстероцептивными показаниями) направление силы тяжести и устойчивое положение головы в пространстве, животное получает возможность наблюдать затем уже по кохлеарному лабиринту положение фронта звуковых волн относительно медиальной плоскости, их последовательность, частоту и силу, ориентируя по ним, прежде всего, свою локомоцию в смысле сближения или в смысле удаления относительно источника дальней сигнализации. Лабиринт в целом является мощной функциональной предпосылкой для последующей количественной и вычислительной ориентировки человека в его среде, рядом с аппаратами тактильной и зрительной рецепции. Надо признать, что покойный профессор Цион имел достаточное основание озаглавить одну из талантливейших своих работ так: «Das Ohrlabyrinth, als Organ des mathematischen

Sinnes». Имел свои основания и один из величайших математиков классической древности Пифагор из Самоса в попытках строить закономерности космоса, исходя из закономерностей музыки и акустических гармоний. Ритмические колебания в среде и в своем организме научили человека считать, открыли ему значение числа и числового ряда. Можно заметить, что у людей преобладают то зрительные ассоциации и зрительный тип памяти, то слуховые ассоциации и акустический тип памяти. В первом случае человек наклонен запоминать и истолковывать свою среду преимущественно как стереометрическую непрерывность, как зрительное наглядное многообразие. Во втором случае в область космологии привлекаются в особенности законы ритма, чисел и арифметики. Повидимому Пифагор принадлежал к акустическому складу восприятия и памяти. Пожалуй, мы можем признать, что слух—важнейший из органов чувств человека. Именно он в особенности помогает человеку стать тем, что он есть. Дело тут не в музыке и гармониях и не в психологических «переживаниях» слуховых впечатлений. Великая область музыки, гармоний и их творческого восприятия человеком составляет, как мы видели из физиологической акустики, относительно узкую и изысканную провинцию среди обширных, прозаических, суровых и боевых задач акустического восприятия как важнейшего, дальновиднейшего и ведущего органа рецепции и распознавания среды на расстоянии в пространстве, времени и истории. На слух у человека ложится исключительная и ответственнейшая практическая задача, уходящая далеко из границ физиологии: задача служить опорой и посредником в великом деле организации речи и собеседования.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Отв. редактор проф. *М. И. Виноградов*

Подписано к печати 16 марта 1945 г. М. 00844. Печ. л. 14. Уч.-изд. л. 16. Тираж 3000 экз. Зак. № 75. Цена 25 руб.

Тип. „Печатный Двор" им. М. Горького Треста „Полиграфкнига" ОГИЗа при СНК РСФСР. Ленинград, Гатчинская 26.